HALIOTIS

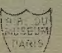
1978 - VOL. 9
N° 2

QUATRIEME CONGRES
DE LA SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE

BREST, 25 SEPTEMBRE 1978

PUBLIÉ PAR LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE DE MALACOLOGIE

N° ISSN0397.765 X



SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE

fondée en 1969

SIEGE SOCIAL : 55, rue de Buffon, 75005 PARIS - Tél. 331-38-95

COMPOSITION DU CONSEIL D'ADMINISTRATION POUR L'ANNEE 1978

La Société Française de Malacologie a été fondée le 29 janvier 1969. Elle a pour but d'encourager et de développer toute étude concernant les Mollusques actuels et fossiles, de faciliter les relations entre les malacologistes et de les documenter sur les recherches en cours dans les différents laboratoires de France ou d'autres pays. L'association est dirigée par un Conseil d'Administration de douze membres élus pour trois années par l'Assemblée Générale ordinaire.

Les demandes d'adhésion sont ratifiées par le Conseil d'Administration ; aucune condition particulière n'est exigée pour être membre, personne physique ou personne morale. Le montant annuel de la cotisation sera, à partir de 1979, de 75 F pour les personnes physiques (non étudiants), 50 F pour les étudiants, 100 F pour les personnes morales (Laboratoires, Bibliothèques, Librairies, Sociétés...), 10 F pour le bulletin "ELONA". Les demandes des anciens numéros d'Haliotis sont fixées à 100 F.

Chaque membre de la Société reçoit : 1°) la revue "HALIOTIS" (1 volume de 1 ou 2 numéros, séparés ou reliés, par an). 2°) le bulletin "ELONA" (1 numéro par an). 3°) des circulaires d'informations. 4°) des circulaires bibliographiques (travaux malacologiques reçus au Siège social de la S.F.M.

Toute demande d'adhésion ou de renseignements doit être adressée au Secrétariat de la Société.

Directeur de la publication : le Président de la S.F.M.

Secrétaire de rédaction et Gérant du volume : Albert LUCAS

Imprimé à Marseille
Faculté des Sciences et Techniques
St-Jérôme - 13013 Marseille

Dépôt légal : 4è Trimestre 1978

HALIOTIS

1978 - VOL. 9
N°2

QUATRIEME CONGRES
DE LA SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE

BREST - 25 SEPTEMBRE 1978

PUBLIE PAR LA SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE



HALIOTIS

1978 - VOL. 9
N° 2

QUATRIEME CONGRES
DE LA SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE

BREST, 25 SEPTEMBRE 1978

PUBLIÉ PAR LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE DE MALACOLOGIE
N° ISSN0397.765 X

DEROULEMENT
DU SYMPOSIUM MALACOLOGIQUE FRANCO-ANGLAIS

BREST, 26-28 SEPTEMBRE 1978

" BIOLOGIE DES MOLLUSQUES DE L'ATLANTIQUE "

---

26 septembre 1978 :

- Allocution d'introduction, par Albert LUCAS, Président de la Société Française de Malacologie. Souhaits de bienvenue (en breton). Recommandations pour le déroulement du Symposium (en anglais et en français).
- Communications sur l'Ecologie et la répartition géographique (matin).
- Communications sur la Nutrition et le Mode de vie (après-midi).
- Réception à l'Hôtel de Ville de Brest.
- Soirée de films scientifiques sur les Mollusques.

27 septembre 1978 :

- Excursion, dirigée par Albert LUCAS, dans le pays du Léon, comportant notamment : visite de la Station Biologique de Roscoff, sous la conduite du Professeur BERGERARD, Directeur ; Visite du site de Portsall (Amoco Cadiz) sous la conduite du Dr C. CHASSE ; Visite de l'écloserie d'Ormeaux (*Haliotis tuberculata*) du C.N.E.X.O. à Argenton, sous la conduite du Dr FLASCH, Directeur.

28 septembre 1978 :

- Communications sur Monographies et Systématique (matin).
- Communications sur Reproduction et Démographie (après-midi).
- Allocution de conclusion par T.E. THOMPSON, Président de la Malacological Society of London. Remerciements (en français). Bilan des journées d'étude et annonce d'un second Symposium Malacologique Franco-Anglais, en Grande-Bretagne en 1982 (en anglais)
- Banquet du Symposium au Moulin de Brézal, en soirée.

-=-=-=-

BREST
26-28 septembre 78

1er SYMPOSIUM MALACOLOGIQUE
FRANCO-ANGLAIS

4e CONGRES & 1er SYMPOSIUM MALACOLOGIQUES

BREST, 24-28 SEPTEMBRE 1978

LISTE DES PARTICIPANTS

ANSELL A. - Dunstaffnage Marine Research Lab. P.O. Box n° 3 - OBAN - SCOTLAND

ANTOINE L. - Centre Océanologique de Bretagne - B.P. 337 - 29273 BREST Cédex

ARCHAMBAULT J. - Laboratoire de Paléontologie - Université Paris Sud-Orsay - 91405 ORSAY Cédex

ARNAUD P. - Station Marine d'Endoume - Rue de la Batterie des Lions - 13007 MARSEILLE

BABIN C. - Laboratoire de Paléontologie et Stratigraphie du Paléozoïque - Faculté des Sciences - 6, Av. Le Gorgeu - 29283 BREST Cedex

BALOUET G. - Laboratoire d'Anatomie Pathologique - Faculté de Médecine - 22, rue Camille Desmoulins - 29200 BREST

BEBBINGTON A. - Department of Science - Bristol polytechnic - Redland Hill - BRISTOL BS6 6UZ

BENEX J. - Institut Pasteur - 25, rue du Dr. Roux - 75015 PARIS

BERTHOU P. - Comité local des Pêches - 50400 GRANVILLE

BODOY A. - Station Marine d'Endoume - Rue de la Batterie des Lions - 13007 MARSEILLE

BOLETZKY S. - Laboratoire Arago - 66650 BANYULS-sur-MER

BORDES M. - I.U.T. Rue de Roux - 17026 LA ROCHELLE Cedex

BOUCAUD-CAMOU E. - Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences - 14032 CAEN Cedex

BROWN G.H. - Zoology Dept. Bristol University - Woodland Road - BRISTOL BS8 1UG

CATANIA - Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences - 14032 CAEN Cedex

CAUGANT D. - Station Biologique - Place G. Teissier - 29211 ROSCOFF

CHARRIER M. - Laboratoire de Zoologie & d'Ecophysiologie - Av. du Général Leclerc - Université de Rennes - 35000 RENNES

CHASSE C. - Laboratoire d'Océanographie Biologique - Faculté des Sciences - 6, Av. Le Gorgeu - 29283 BREST Cedex

CHEVALLIER H. - Fustérouau - 32400 RISCLE

CLERGIER M. - I.U.T. - 17026 LA ROCHELLE Cedex

CRAMPTON D.M. - Medical Research Council - 20 Park Crescent - Regent's Park - LONDON WIN 4AL

CROTHER J.H. - The Leonard Wills Field Centre - Nettlecombe Court - Williton - Taunton - SOMERSET

DAGUZAN J. - Laboratoire de Zoologie & d'Ecophysiologie - Av. du Général Leclerc Université de Rennes - 35000 RENNES

DAVIS G.M. - Department of Malacology - The Academy of Natural Sciences - Nineteenth and the Parkway - PHILADELPHIA - PENNSYLVANIA 19103

FERAL C. - Laboratoire d'Endocrinologie & d'Embryologie expérimentales - U.E.R. Sciences & de la Vie - Université de Caen - 14032 CAEN Cedex

FRANZ D. - Biology Department - Brooklyn College - BROOKLYN - N.Y. 11210 U.S.A.

FRENEIX S. - Museum National d'Histoire Naturelle - Institut de Paléontologie - Rue de Buffon - 75005 PARIS

GAGE J.D. - Dunstaffnage Marine Research Laboratory - OBAN - SCOTLAND

GANTES H. - 36, rue du Haut Carré - 33400 TALENCE

GERARD A. - Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences - 6, Av. le Gorgeu - 29283 BREST Cedex

GLEMAREC M. - Laboratoire d'Océanographie Biologique - Faculté des Sciences - 6, Av. Le Gorgeu - 29283 BREST Cedex

GOSLINER T. - Zoology Department - Spaulding Building - University of New Hampshire - DURHAM, N.H. 03824 - U.S.A.

GUILLOU J. - Laboratoire d'Océanographie Biologique - Faculté des Sciences - 6, Av. Le Gorgeu - 29283 BREST Cedex

HARRIS L. - Zoology Department - Spaulding Building - University of New Hampshire - DURHAM, N.H. 03824 - U.S.A.

HERLIN - (Adresse non précisée).

HILY C. - Laboratoire d'Océanographie Biologique - Faculté des Sciences - 6, Av. le Gorgeu - 29283 BREST Cedex

HIS E. - I.S.T.P.M. - 63, Bd Deganne - 33120 ARCACHON

HOLME N.A. - The Laboratory - Citadel Hill - PLYMOUTH - DEVON

HOMMAY G. - Laboratoire de Zoologie & d'Ecophysiologie - Université de Rennes - Av. du Général Leclerc - 35000 RENNES

HUGHES R. - Zoology Department - University College - Deiniol Road - BANGOR - N. Wales

ILLANES J. - Laboratoire de Zoologie - U.E.R. des Sciences & de la Vie - Université de Caen - 14032 CAEN Cedex

KUZIRIAN A. - Zoology Department - Spaulding Building - University of New Hampshire - DURHAM - N.H. 03824 U.S.A.

LAPIERRE F. - Laboratoire de Paléontologie des Invertébrés - 4, place Jussieu - 75230 PARIS Cedex 05

LAZARIDOU M. - Laboratoire de Zoologie & d'Ecophysiologie - Université de RENNES - Av. du Général Leclerc - 35000 RENNES

LE BORGNE Y. - S.A.T.M.A.R. - Commune de Gatteville-le-Phare - 50760 BARFLEUR

LE BRETON - Laboratoire Maritime - 14530 LUC-sur-MER

LE GALL P. - Laboratoire Maritime - 14530 LUC-sur-MER

LE PENNEC M. - Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences - 6, av. le Gorgeu - 29283 BREST Cedex

LE ROUX S. - Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences - 6, av. le Gorgeu - 29283 BREST Cedex

LUBET P. - Laboratoire de Zoologie - Université de Caen - 14032 CAEN Cedex

LUCAS A. - Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences - 6, Av. le Gorgeu - 29283 BREST Cedex

MACE A.M. - Station Marine d'Endoume - Rue de la Batterie des Lions - 13007 MARSEILLE

MARCUS E. - C/O du Bois-Reymond - Durerstr. 22 - D5600 WUPPERTAL 1

MARTINEZ J.C. - Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences - 6, Av. le Gorgeu - 29283 BREST Cedex

MASSE H. - Station Marine d'Endoume - Rue de la Batterie des Lions - 13007 MARSEILLE

MATHIEU M. - Laboratoire de Zoologie - Université de Caen - 14032 CAEN Cedex

MAYTIA-SCARABINO S. - Depto. de Oceanografía - Facultad de Humanidades y Ciencias Juan L. Cuestas 1525 - MONTEVIDEO - URUGUAY

- Station Marine d'Endoume - Rue de la Batterie des Lions - 13007 MARSEILLE

METIVIER B. - Laboratoire de Malacologie - 55, rue de Buffon - 75005 PARIS

MOAL Y. - Laboratoire d'Océanographie Biologique - Faculté des Sciences - 6, Av. le Gorgeu - 29283 BREST Cedex

MORDAN P. - British Museum (Natural History) - Cromwell Road - LONDON SW7

MORRIS N.J. - British Museum (Natural History) - Cromwell Road - LONDON SW7

MONOT M. - Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences - 6, Av. le Gorgeu - 29283 BREST Cedex

NICKLES M. - 18 bis rue H. Barbusse - 75005 PARIS

PENCREAC'H D. - Centre Océanologique de Bretagne - B.P. 337 - 29273 BREST Cedex

PERREAU M. - Université P. & M. Curie - 4, Place Jussieu - 75230 PARIS Cedex 05

PETIT H. - 16-18 rue Cloitre Notre Dame - 75004 PARIS

PETITBOIS D. - Laboratoire de Géologie - Collège de France - Station M. Bushelot 92360 MEUDON

PICTON B. - Ulster Museum - Botanic Gardens - Belfast BT9 5AB - N.IRELAND

POIZAT C. - Laboratoire de Biologie marine - Université St Jérôme - 13013 MARSEILLE

POTREL M.C. - Laboratoire de Zoologie - U.E.R. Sciences & de la Vie - 14032 CAEN Cedex

POUTIERS J.M. - 7, rue Alasseur - 75015 PARIS

PRIEUR D. - Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences - 6, Av. le Gorgeu - 29283 BREST Cedex

REAL G. - I.U.B.M.B. - 2, rue du Prof. Jolyet - 33120 ARCACHON

RICHARD G. - Laboratoire de Malacologie - 55, rue de Buffon - 75005 PARIS

RICHARDOT-COULET M. - Laboratoire de Biologie Animale & de Zoologie - Université de Lyon I - 43, Bd du 11 novembre - 69621 VILLEURBANNE

SAUBADE A.M. - Muséum d'Histoire Naturelle - Jardin Public - 33000 BORDEAUX

SCARABINO V. - Depto. de Oceanografia - Facultad de Humanidades y Ciencias Juan L. Cuestas 1525 - MONTEVIDEO - URUGUAY

- Station Marine d'Endoume - Rue de la Batterie des Lions - 13007 MARSEILLE

SILBERSAHN N. - Laboratoire de Zoologie - Université de Caen - 14032 CAEN Cedex

TARDY J. - I.U.T. - 17026 LA ROCHELLE

TESTUD A.M. - Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins - 55, rue de Buffon 75005 PARIS

THOMPSON T.E. - Department of Zoology - Bristol University - WOODLAND Road - BRISTOL BS8 1UG

TILLIER S. - Laboratoire de Malacologie - 55, rue de Buffon - 75005 PARIS

TRANCART M., - Station Marine d'Endoume - 7, rue de la Batterie des Lions - 13007 MARSEILLE

VICENTE N. - Laboratoire de Biologie Animale - Université St Jérôme - Rue H. poincaré - 13397 MARSEILLE Cedex

WHYBROWN S. - British Museum (Natural History) - Cromwell Road - LONDON SW7

SOMMAIRE

COMMUNICATIONS AU SYMPOSIUM MALACOLOGIQUE FRANCO-ANGLAIS. BREST, 26-28 SEPTEMBRE 1978 :

Reproduction - Démographie :

THE ORIGINS AND DETERMINANTS OF DISTRIBUTION OF MOLLUSCAN FAUNAL GROUPS IN THE SHALLOW CONTINENTAL SHELF OF THE NORTHWEST ATLANTIC

D.R. FRANZ

Biology Department
Brooklyn College of the City University of New York - U.S.A.

The benthic mollusca of the shallow shelf of the Northwest Atlantic south of Labrador and north of Cape Hatteras NC fall into three overlapping faunal groups differing in thermal requirements and adaptive strategies. The Arctic-Boreal group, which dominates north of Newfoundland, is composed of amphiatlantic and North Pacific species, many of which extend southward to Cape Cod. The Boreal group includes amphiatlantic and endemic species which range both north and south of Cape Cod, some continuing south to Cape Hatteras (although generally exhibiting "submergence" south of Cape Cod). The Transhatteran group of entirely endemic species occur both north and south of Cape Hatteras, some extending northward to the Gulf of St. Lawrence.

The Arctic-Boreal group is ecologically and biogeographically homogeneous, reflecting the Pacific origin of these species via the Arctic Ocean during the Pliocene and early Pleistocene. The Transhatteran faunal group is also ecologically homogeneous, consisting of species conspecific with or derived from the American Miocene fauna. However, the Boreal faunal group is heterogeneous, consisting of at least three subgroupings of different origins : Pliocene transarctic migrants ; amphiatlantic species with long histories in the Atlantic ; endemic species derived from American Miocene progenitors. The latter may have evolved in conjunction with the development of the Labrador Current system (about 3 million years ago).

While all faunal groups probably suffered severe dislocations during late glacial times, the Transhatteran and Arctic-Boreal groups were able to track appropriate isotherms, thus expanding or contracting their ranges along the American coast. But Boreal species were probably forced into the narrow zone between Cape Hatteras and Cape Cod during glacial maxima, where extinctions of some stenotipic boreo-littoral species may have occurred.

The three broadly overlapping faunal groups recognized in this paper are not entirely reconcilable with traditional zoogeographic constructs for this region. In the Northwest Atlantic, where seasonal thermal fluctuations allow the co-existence of several distinct faunal groups, the role of thermal/geographical barriers in defining zoogeographic regions should not be overemphasized.

GASTEROPODES MESOPSAMMIQUES DE LA MER D'IRLANDE
(PORTAFERRY, NORTHERN IRELAND)
ECOLOGIE ET DISTRIBUTION

par

Claude POIZAT

Laboratoire de Biologie Marine - Faculté Sciences et Techniques
Saint-Jérôme - Rue Henri Poincaré - 13397 MARSEILLE Cédex 4 - FRANCE

ABSTRACT : MESOPSAMMIC GASTROPODS OF THE IRISH SEA (Portaferry, Northern Ireland) ECOLOGY AND DISTRIBUTION.

Three species of opisthobranch Gastropods and one Caecid Prosobranch have been collected in the Irish Sea, in the neighbouring of the Strangford Lough (Portaferry, Ulster). These are : *Hedylopsis brambelli* (abundant) ; *Philinoglossa helgolandica*, *Embletonia pulchra* and *Caecum glabrum* (very rare). A few taxonomic remarks about some of these molluscs are exposed. Their very patchy horizontal distribution is explained in terms of several ecological parameters among which, grain size does not appear to play an essential part. Opisthobranchs represent, in the best conditions, up to 0,44 % of the whole mesopsammon which appears to be extremely abundant in the whole region studied. But, the molluscs seem to be located mainly in the littoral zone and surprisingly have a sporadic occurrence in the sublittoral zone.

RESUME :

Trois espèces de Gastéropodes Opisthobranches mésopsammiques et un Prosobranche Caecidae ont été récoltés en mer d'Irlande, dans le secteur du Strangford Lough (Portaferry, Ulster). Ce sont : *Hedylopsis brambelli* (dominant), *Philinoglossa helgolandica*, *Embletonia pulchra* et *Caecum glabrum* (très rares). Quelques précisions taxonomiques concernent certains de ces mollusques. Leur distribution horizontale très hétérogène est expliquée en fonction d'un faisceau de facteurs parmi lesquels, la granulométrie du sédiment n'apparaît pas jouer le rôle essentiel. Les Opisthobranches représentent au mieux, parmi un mésopsammon exceptionnellement abondant, 0,44 % du total et sont observés surtout dans la zone intertidale ("littoral zone"), alors que les fonds infralittoraux et circalittoraux prospectés ("sublittoral zone") sont étonnamment pauvres en mollusques mésopsammiques.

INTRODUCTION :

Des sédiments ont été récoltés en septembre 1975 au débouché et à l'intérieur du chenal de communication du Strangford Lough avec la mer d'Irlande. L'écologie et la répartition des Gastéropodes mésopsammiques dans divers milieux sédimentaires est l'objet de ce travail.

SECTEUR D'ETUDE - MATERIEL ET TECHNIQUES :

Le chenal reliant le "Strangford Lough" à la mer d'Irlande (Fig. 1) est long de 5 km et large de 800 m au maximum. Pour cette raison, il est appelé "Strangford Narrows". De très violents courants de marée y sévissent quotidiennement avec des vitesses maximales de 7,5 noeuds pendant les marées d'équinoxe (BOADEN, 1966).

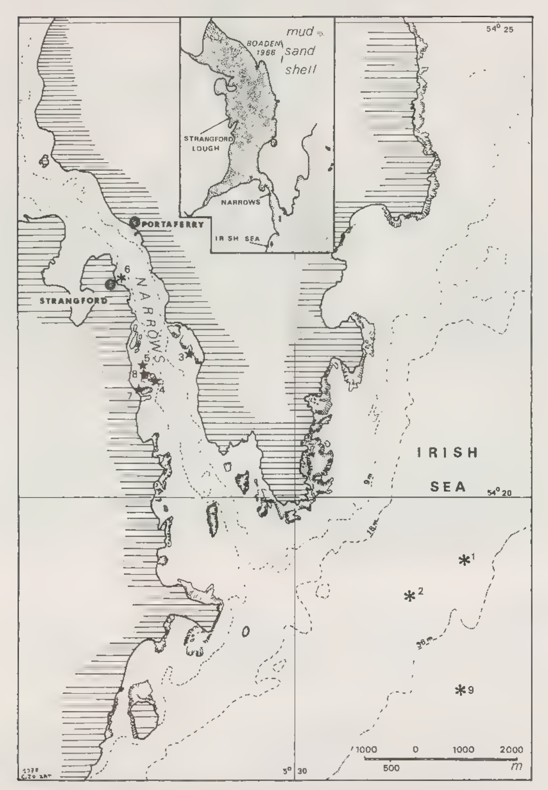


Figure 1. Stations de prélèvements: ✱ à la drague, ★ à la pelle.

Les sédiments ont été prélevés à l'aide d'une drague dont le cadre métallique en forme de triangle équilatéral est pourvu de 3 couteaux de 45 cm de long. Des échantillons sableux ont également été récoltés à la pelle, à marée basse, à l'intérieur du chenal (Fig. 1). Ces prélèvements ne concernent que les 5 cm superficiels oxydés du substrat ("*surface sand*") et délaissent les couches inférieures plus ou moins réduites *("grey sand"* et *"black sand")*.

Le mésopsammon a été concentré par la méthode de UHLIG (UHLIG et *al.*, 1973) spécialement adaptée au traitement de gros volumes sableux (POIZAT, 1975). Les Gastéropodes sont triés, déterminés et comptés "*in vivo*" alors que les autres groupes sont fixés et comptés ultérieurement dans des cuves de Dollfus (*in* LAMOTTE et BOURLIERE, 1971, p. 168).

Les analyses sédimentologiques se bornent à des mesures d'envasement, à des calcimétries et à des granulométries par tamisage.

RESULTATS ET INTERPRETATIONS :

1. Espèces récoltées

Il s'agit de 3 espèces de Gastéropodes Opisthobranches auxquelles s'ajoute le Prosobranche Caecidae *Caecum glabrum* Montagu.

1.1. *Hedylopsis brambelli* SWEDMARK, 1968a. Le matériel récolté (fig. 2A, B et C ; photos A, B et C) répond totalement à la diagnose : rhinophores et tentacules labiaux cylindriques ; pied court ; sac viscéral terminé à l'arrière par une pointe mousse et pourvu de nombreux et longs spicules disposés de façon caractéristique dans l'épiderme (photo C) ; dent centrale de la radula pourvue d'un denticule médian plus grand que les latéraux. J'ai observé entre 40 et 45 rangées de dents (formule radulaire : 40/45 (2.1.2)). SWEDMARK (1968, p. 180) indique des valeurs allant de 38 à 45 rangées chez des spécimens provenant d'Ellskär à Kristineberg (Skagerrak). *H. brambelli* est signalé de la mer d'Irlande : à Portaferry, Irlande du Nord (BOADEN, 1966, *in litt.*) ; Menai Strait et également dans le Skagerrak : Kristineberg (SWEDMARK, 1968a). La longueur des spécimens récoltés va de 0,64 mm à 2,44 mm.

1.2. *Philinoglossa helgolandica* HERTLING, 1932. Cette espèce très répandue dans toute la Méditerranée, et la mer du Nord le Skagerrak, était également déjà signalée dans la mer d'Irlande (BOADEN, 1966, p. 127). Sa morphologie externe, ses éléments radulaires (Fig. 2 D et E) ne laissent aucun doute quant à sa détermination.

1.3. *Embletonia pulchra* ALDER et HANCOCK, 1844. Dans un récent travail (POIZAT, 1978), j'ai discuté la synonymie de cette espèce et de *E. faurei* LABBE, 1923. Les observations concernant l'agencement particulier des papilles, la forme du voile buccal et la longueur importante du corps propres à *E. faurei*, ne sont pas corrélatives de différences notables dans la morphologie de la mandibule et des éléments radulaires qui sont typiquement ceux de *E. pulchra* : le processus masticateur des mandibules est denticulé (Fig. 2H) et les dents sont à cuspide allongé avec crochets et pointe (Fig. 2 I) comme cela est décrit par MARCUS et MARCUS (1958). Les spécimens récoltés (Fig. 2F et G ; photos D, E et

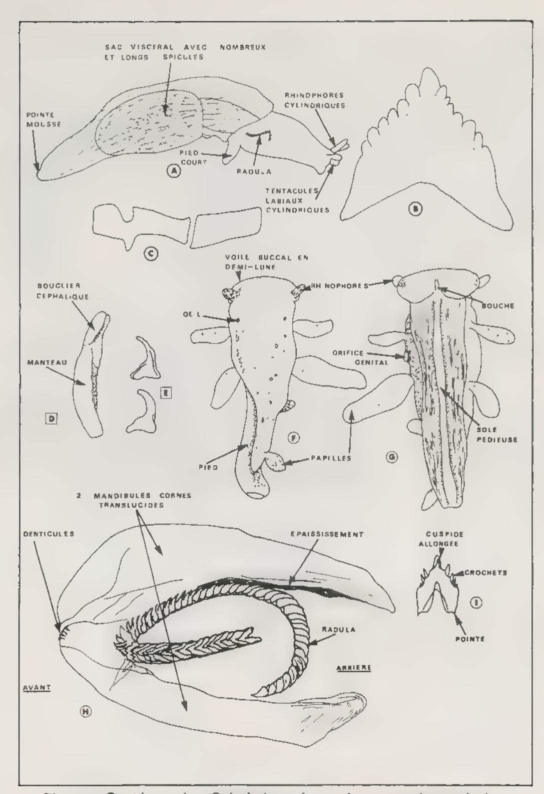
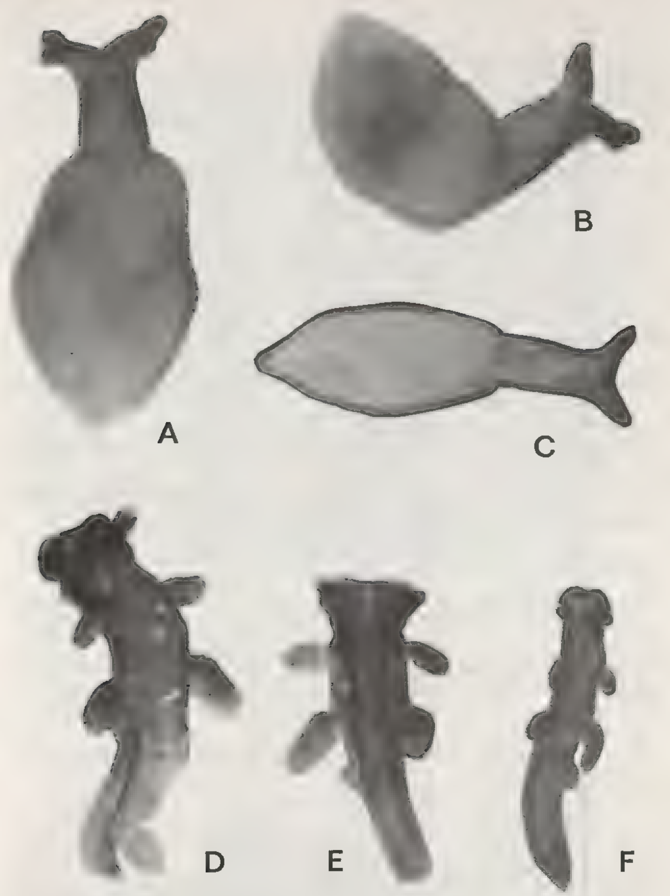


Figure 2. Gastéropodes Opisthobranches mésopsammiques de la Mer d'Irlande (Portaferry, Irlande du Nord).

Légende figure 2 - *Hedylopsis brambelli :* A, spécimen de 1,24 mm, vu du côté droit (station 3) ; B, dent centrale du même ; C, dents latérales du même. *Philinoglossa helgolandica* : D, spécimen de 1,10 mm, profil droit ; E, dents latérales internes d'un spécimen de 2,96 mm, avec radula de 0,32 mm et 24 rangées de dents. *Embletonia pulchra :* F, spécimen de 1,20 mm, vue dorsale (station 9) ; G, le même, vue ventrale ; H, bulbe buccal d'un spécimen de 2,40 mm, dessiné à la chambre claire (radula de 67 dents) ; I, dent de ce spécimen dessinée à la chambre claire.



Légende planche photos - *hedylopsis brambelli :* A, spécimen de 1,4 mm, vue dorsale (station 3) ; B, autre spécimen de 1,40 mm ; C, spécimen de 1,0 mm. *Embletonia pulchra :* D, spécimen de 1,40 mm, vue dorsale, station 9 ; E, le même, vue ventrale ; F, spécimen de 1,40 mm, vue dorsale, station 9.

F) ont une longueur comprise entre 0,44 mm et 2,40 mm alors que le nombre de papilles varie de 3 chez les petits à 12 chez les plus grands. *E. pulchra* est abondamment répandu en Méditerranée (POIZAT, 1978), dans le Skagerrak (POIZAT et VICENTE, 1977), dans la mer du Nord, dans la mer d'Irlande (BOADEN, 1966) et dans la Manche (Roscoff) où je l'ai moi-même récolté.

2. Données sédimentologiques et conditions de milieu

On observe (BOADEN, 1966) dans le Strangford Lough, les Narrows et leur débouché (Fig. 1, cartouche), un éventail sédimentaire assez large, allant des boues et vases à des sables fins, puis grossiers, puis à des galets et à des blocs. Cette disposition des substrats correspond à une grande diversité des conditions hydrodynamiques liées aux courants de marée à l'intérieur du chenal ("Narrows") en fonction de sa largeur et de sa profondeur. Le secteur apparaît donc particulièrement favorable à des études de distribution du mésopsammon en fonction de la granulométrie des substrats. Les sédiments ont été prélevés dans un secteur assez peu ou non envasé (Fig. 1 et tableau) où l'envasement maximum atteint 2,39 % à la station 5. Il s'agit de sables, la plupart du temps coquilliers, comportant généralement plus de 60 % de $CaCO_3$. Des sédiments très grossiers sont observés aux stations 1 et 2 (Ms = 2.217 et 3.117 mm) et les indices de tri (So) y sont assez faibles, ce qui indique des substrats assez fortement remaniés par les courants de fond.

3. Distribution horizontale des Gastéropodes et des autres groupes mésopsammiques dans les divers sédiments (tableau)

3.1. Zones prospectées à la drague ("sublittoral zone") : à l'intérieur des "Narrows" (station 6) ou à leur débouché (stations 1, 2 et 9), l'effectif des Gastéropodes mésopsammiques est étonnamment faible. En contrepartie, le mésopsammon y est extrêmement abondant avec des valeurs supérieures à 50 000 individus/50 dm^3 de sédiment et pouvant même atteindre plus de 77 000 individus.

* à la station 6, le sédiment, en dépit de son très bon tri (So = 1.48) est apparemment trop fin (Ms = 0.457 mm) et trop riche en matières organiques qui colmatent plus ou moins l'espace interstitiel . Ceci détermine un milieu plutôt réducteur qui explique la dominance des Nématodes (59.95 %), alors que les autres groupes sont faiblement représentés et que les mollusques sont quasiment absents.

* dans les stations 1 et 9, le sédiment comporte une fraction très importante de débris de bivalves et d'oursins de dimensions supérieures à 5 mm qui représentent plus de 25 % du total de la fraction sableuse. A la surface même du substrat, de nombreuses et très grosses valves de *Pecten* et de *Chlamys* tapissent le fond où elles piègent une importante fraction organique (débris algaux). Le stock encore important de Nématodes (27 à 38 %) indique un milieu légèrement réducteur qui peut expliquer la rareté des Opisthobranches mésopsammiques. Seul, *Embletonia pulchra*, espèce de surface du sédiment (POIZAT, 1978) qui se tient préférentiellement sur des débris coquilliers tabulaires est présente (station 9) et semble bien adaptée à ce milieu.

Tableau - Données sédimentologiques ; Abondance (A/50 dm3 sable) et Dominance (D %) des Gastéropodes et des autres groupes mésopsammiques dans les diverses stations

Engin de récolte	Drague				Pelle								
Numéro de prélèvement	1	2	6	9	3a	3b	4a	4b	5	7a	7b	7c	8
Profondeur (m)	30	33	2	42	0,10	0,10	0,10	0,01	0,15	0,10	0,15	0,15	0,10
Date	15.09.75	15.09.75	18.09.75	19.09.75	← 16.09.75				→	← 18.09.75			→
sédiment: Envasement (%)	0,89	0	0,40	0,76	0,95	1,45	1,36	1,36	2,39	0,94	1,46	2,08	0,73
sédiment: CaCO3 (%)	96,00	-	64,55	89,87	86,46	86,70	76,50	74,09	66,70	39,95	72,25	66,24	78,14
sédiment: Détritique (%)	4,00	-	35,45	10,13	13,54	13,30	23,50	25,91	33,30	60,05	27,75	33,76	21,86
sédiment: So = V Ø75 / Ø25	1,57	-	1,48	1,46	1,76	1,93	2,12	1,82	2,39	1,44	1,41	1,56	1,70
sédiment: Ms = $\left(\frac{Ø25 + Ø50 + Ø75}{3}\right)$ mm	2,217	3,117	0,457	2,350	1,160	1,680	1,007	1,030	0,840	0,687	1,333	1,220	1,427
MESOPSAMMON TOTAL													
D %: Nématodes	27,71	16,44	59,95	38,40	6,74	5,19	1,69	3,12	11,26	17,91	15,66	10,18	5,98
D %: Polychètes	12,05	4,77	16,90	5,12	1,90	5,01	0,83	0,22	1,94	0,93	8,51	1,53	1,06
D %: Ostracodes	1,86	4,53	0,47	1,35	11,58	5,64	6,00	4,16	0,47	0,75	0,97	0,75	2,60
D %: Copépodes Harpacticoïdes	43,47	65,32	19,85	43,90	28,59	74,31	76,42	84,33	68,91	66,32	70,49	82,99	81,30
D %: Autres Crustacés (Amphipodes etc)	0,77	1,19	0,22	0,91	0,16	0,04	0,18	0,02	0,12	0,02	0,04	0	0
D %: Halacariens	6,63	3,84	0,25	4,77	17,12	2,67	8,61	4,14	13,64	1,02	1,01	0,97	4,78
D %: Echinodermes (Ophiures etc)	0,12	0,05	0	0,41	0,11	0,26	0	0,02	0	0	0	0	0,01
D %: Divers (Turbellariés, etc.)	6,54	3,20	2,32	4,25	23,31	4,30	3,65	3,32	3,29	13,00	3,08	3,53	3,76
D %: Prosobranches (dont Caecidae)	0,21	0,06	0,01	0,52	10,33	2,00	2,46	0,54	0,31	0,03	0	0	0,44
D %: Opisthobranches	0,01	0	0	0,04	0	0,44	0	0	0	0,02	0,19	0	0
D %: Autres mollusques (Bivalves, etc)	0,60	0,58	0,01	0,31	0,16	0,13	0,15	0,13	0,04	0,02	0,03	0	0,04
A / 50 dm3 sable	66385	77170	53647	43016	11040	48000	23576	32263	33824	59860	62157	51938	61887
OPISTHOBRANCHES													
A / 50 dm3: *Hedylopsis brambelli*	0	0	0	1	0	210	0	0	0	10	109	0	0
A / 50 dm3: *Philinoglossa helgolandica*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0
A / 50 dm3: *Embletonia pulchra*	5	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A total / 50 dm3 sable	5	0	0	12	0	210	0	0	0	10	116	0	0
PROSOBRANCHES													
A / 50 dm3: *Caecum glabrum*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
A / 50 dm3: Autres Prosobranches	120	50	8	224	1140	960	581	175	105	18	0	0	266

* à la station 2, la fraction sableuse du sédiment ne représente que 7.82 % du total, l'essentiel étant constitué par des graviers et des petits galets non calcaires, très lourds, d'origine littorale. Ce sédiment très grossier (Ms = 3.117 mm) est l'indice d'un milieu d'hydrodynamisme excessif, défavorable aux Opisthobranches mésopsammiques. Par contre, le mésopsammon y est très abondant (77 210 individus/50 dm^3 sable) et les Nématodes (15.44 %) y sont largement dominés par les Copépodes (65.32 %).

3.2. Zone intertidale ("littoral zone") : C'est la zone qui a fourni l'essentiel du stock d'Opisthobranches mésopsammiques, mais ceux-ci n'y sont pas uniformément distribués et au contraire, strictement localisés à certaines stations privilégiées.

* les stations 3b et 7b ont donné un fort effectif d'Opisthobranches. Elles sont situées sur des bancs sableux de grande épaisseur, encastrés au sein de "prairies" de *Fucus*. Le sédiment y est grossier (Ms 1.0 mm), très bien trié (So = 1.40), avec une petite fraction vaseuse (1.45 %) et fortement coquillier (CaCO3 70 %). Ces biotopes paraissent favorables aux Gastéropodes mésopsammiques, car, comme le prouvent d'une part la présence des *Fucus* (BOADEN et *al.*, 1975) qui assurent une protection relative du substrat, et d'autre part, les caractéristiques sédimentaires, l'hydrodynamisme ne paraît pas y être excessif. D'après BOADEN (1966), ces Opisthobranches qualifiés de *"sublittoral forms"* seraient présents du fait de conditions d'extrême humidité régnant dans le substrat par suite des turbulences très fortes liées à la marée. J'ai montré (POIZAT, 1978) que le volume et notamment la forte épaisseur des bancs sableux ou de la couche oxydée superficielle est un facteur important de prospérité qui assure aux Gastéropodes un "espace vertical" suffisant où il leur est possible d'effectuer d'importantes migrations verticales descendantes ; celles-ci leur permettent d'échapper à tout entraînement dans la masse d'eau par lessivage hydrodynamique tout en les plaçant dans des conditions optimales d'oxygénation. Un tel déplacement dans la masse d'eau serait très préjudiciable à ces espèces qui pondent peu de gamètes (SWEDMARK, 1959, 1964 et 1968a).

* La station 7a, située à quelques mètres de 7 b, parmi les *Fucus*, est beaucoup moins riche en Opisthobranches du fait d'un sédiment plus fin (Ms = 0.687 mm), moins coquillier (CaCO3 = 39.95 %) ; alors que la station 7c située également à proximité ne comporte aucun Opisthobranche malgré son sédiment grossier (Ms = 1.22 mm) et coquillier (CaCO3 = 66.24 %), mais légèrement envasé (2.08 %).

* Dans d'autres stations : poche sableuse de dimensions restreintes dans une anfractuosité de rocher (station 3 a) ; ou banc sableux grossier très mobile non protégé par les *Fucus* (stations 4a, 5 et 8) ; ou encore, banc sableux grossier découvert à marée basse (station 4b), les Gastéropodes mésopsammiques sont totalement absents. Seule, la station 8 a donné quelques *Caecum*.

Le mésopsammon de l'ensemble de cette zone intertidale est généralement très riche (abondance 50 000 individus/50 dm^3 sable) sauf aux stations 3a, 4a,

4 b et 5 pour des raisons identiques à celles exposées précédemment pour les Gastéropodes. Les Nématodes ont une faible dominance souvent inférieure à 15 %, dans la couche superficielle des substrats examinés ("*surface sand*"), constamment et plus ou moins fortement remuée par les turbulences liées aux courants de marée. Les Copépodes Harpacticoïdes y dominent par contre assez largement.

CONCLUSIONS :

Des récoltes de sédiments en mer d'Irlande (secteur du Strangford Lough) ont permis la capture de 3 espèces d'Opisthobranches : *Hedylopsis brambelli* (dominant) suivi par *Embletonia pulchra* et *Philinoglossa helgolandica* (très rares). Ces Gastéropodes représentent parmi un très abondant mésopsammon, 0,44 % du total, alors que le Prosobranche Caecidae *Caecum glabrum* est quasiment absent.

La distribution horizontale de ces Gastéropodes dans l'ensemble des fonds prospectés est extrêmement hétérogène et difficile à interpréter. Elle semble liée à un faisceau de multiples facteurs parmi lesquels la granulométrie du sédiment ne semble pas toujours jouer le rôle essentiel. D'autres paramètres interviennent incontestablement : importance de la fraction vaseuse ou organique colmatant plus ou moins le milieu interstitiel ; nature et forme des particules sableuses dont dépend l'espace interstitiel ; épaisseur des bancs sableux qui commandent la richesse et la diversité du mésopsammon ; protection plus ou moins forte de certains biotopes par des feutrages algaux restreignant ou empêchant la mobilité des bancs de sable dans les zones affectées directement par la marée ; exposition de certains biotopes à l'émersion ou à la pollution. Cet ensemble de facteurs soumet l'effectif des Gastéropodes et des autres groupes mésopsammiques à de très amples fluctuations dans le temps comme dans l'espace. La présence ou l'absence de Gastéropodes mésopsammiques dans les biotopes ne peuvent être expliquées sans intégrer aux paramètres écologiques précédents, les caractéristiques biologiques et éthologiques propres à chaque espèce : modalité de reproduction, cycle de développement, migrations verticales ou horizontales à court et à long terme. Les résultats présentés ici sont très préliminaires, chaque station n'ayant été visitée qu'une seule fois.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES :

BOADEN, P.J.S., 1966 - Interstitial fauna from northern Ireland. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, 2 : 125-130.

BOADEN, P.J.S., O'CONNOR, R.J., SEED, R., 1975 - The composition and zonation of a *Fucus serratus* community in Strangford Lough, Co. Down. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 17 : 111-136.

LABBE, A., 1923 - Note préliminaire sur 5 espèces nouvelles d'Eolidiens de la station du Croisic. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 48 : 265-268.

LAMOTTE, M., BOURLIERE, F., 1971 - Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques. Paris, Masson : 294 pp.

MARCUS, E., MARCUS, Ev., 1958 - Opisthobranchier aus dem Schill von Helgoland. *Kieler Meeresforsch.*, 14 (1) : 91-96.

POIZAT, C., 1975 - Technique de concentration des Gastéropodes opisthobranches mésopsammiques en vue d'études quantitatives. *Cah. Biol. mar.*, 16 : 475-481.

POIZAT, C., 1978 - Gastéropodes mésopsammiques de fonds sableux du golfe de Marseille : écologie et reproduction. Thèse Doctorat d'Etat, Marseill (17 juin 1978).

POIZAT, C., VICENTE, N., 1977 - Données préliminaires sur l'écologie et la bio logie de quelques Gastéropodes opisthobranches du Skagerrak (Suède occidentale). *Bull. Mus. Hist. nat.* (Sér. 3), n° 439, (Ecol. gén. 34) 3-18.

SWEDMARK, B., 1959 - On the biology of sexual reproduction of the interstitial fauna of marine sand. *15th int. Congr. Zool.*, Sect. IV, Paper 5 : 1-3.

SWEDMARK, B., 1964 - The interstitial fauna of marine sand. *Biol. Rev.*, 39 : 1-42.

SWEDMARK, B., 1968a - The biology of interstitial molluscs. *Symp. Zool. Soc. London & Malac. Soc.*, 22 : 136-150.

SWEDMARK, B., 1968b.- Deux espèces nouvelles d'Acochlidiacées (Mollusques Opisthobranches) de la faune interstitielle marine. *Cah. Biol. mar.*, 9 : 175-186.

UHLIG, G., THIEL, H., GRAY, J.S., 1973 - The quantitative separation of meio-fauna. A comparison of methods. *Helgol. wiss. Meeresunters*, 25 : 173-195.

REMERCIEMENTS :

J'adresse mes sincères remerciements au Professeur P.J.S. BOADEN, Marine Biology Station, Portaferry et aux marins du chalutier Nerilla Desmond ROGERS et Mike CURRAN pour leur aide dévouée au cours de mon séjour en Irlande du Nord. J'exprime également ma gratitude au British Council pour son assistance financière et matérielle qui a permis de réaliser ce travail.

UNDERWATER TV SURVEYS OF SCALLOPS AND QUEENS

N.A. HOLME
The Laboratory - Citadel Hill, Plymouth, Devon

A towed underwater sledge with television and photographic cameras is being used for benthic surveys in the English Channel. The TV camera is inclined forwards at 45°, and surveys a continuous strip of sea bed 48 cm wide. Observations are made quantitative by a rotating wheel, which transmits a signal on each revolution. This is fed into the audio track of the videotape recorder. A motorised 35 mm camera points directly downwards, covering an area of sea bed of 0.2 m^2. Photographs are taken, on colour reversal film, at intervals of 30 or 40 seconds, firing of the camera being controlled from the ship. The sledge is towed very slowly, at 1/2 - 1 knot, and each tow lasts up to 3 hours.

Because the field of view of the TV camera is well forward of the sledge it can be used for surveys of queen scallops (*Chlamys opercularis*), which are viewed before they start to swim when disturbed by the sledge.

The videotape shows examples of grounds off Plymouth, and shows scallops (*Pecten maximus*) in the hollows which they excavate in the sea bed. Marks made by toothed scallop dredges are also seen, and one shot shows tracks made by the sledge itself a few days previously.

REFERENCE

HOLME, N.A. and BARRETT, R.L., 1977 - A sledge with television an photographic cameras for quantitative investigation on the epifauna on the continental shelf. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, *57* : 391-403

DISTRIBUTION BATHYMETRIQUE & LATITUDINALE DES BIVALVES DU GOLFE DE GASCOGNE

par
Michel GLÉMAREC

Laboratoire d'Océanographie Biologique
Institut d'Etudes Marines
Faculté des Sciences - 29283 BREST Cedex

ABSTRACT : BATHYMETRIC AND LATITUDINAL DISTRIBUTION OF BIVALVES IN THE GULF OF GASCONY

Although edaphic factors largely account for the species distribution of bivalves on the continental shelf, these become less important with depth. Despite their great homologies to the Arctic fauna, the abyssal fauna in the Gulf of Gascony is actually part of the North Atlantic group. Submergence phenomena account for the presence of arctic-boreal fauna in the Gulf of Gascony in the bathyal "etage", as well as in the offshore circumlittoral "étage". The coastal and infralittoral fauna probably originate in the Tethys sea. This is a temperate sub-province ; the northern limit of the warm or lusitanian sub-province being the Iberian peninsula.

RESUME :

Les campagnes océanographiques effectuées ces dernières années dans l'ensemble du Golfe de Gascogne tant sur la plateforme continentale que sur la pente atlantique et dans la plaine abyssale permettent d'ébaucher une synthèse écologique de la répartition des Bivalves.

Les critères édaphiques qui prédominent près des côtes sont relayés en profondeur par les facteurs d'ordre climatique. La différenciation écologique apparaît jusque dans la structure éthologique des unités de peuplement. La distribution bathymétrique sur l'ensemble de l'Atlantique Nord-Est, la distribution latitudinale sur les plateformes continentales correspondantes prenant en compte leurs originalités sédimentologiques permettent de repréciser les provinces et sous-provinces zoogéographiques, sous le seul angle des Bivalves. La péninsule ibérique marque une rupture significative puisqu'elle est la limite septentrionale de nombreuses espèces ; elle définit la réelle limite nord de la sous-province tempérée chaude (lusitanienne dans ce cas) tandis que l'ensemble de la partie française du Golfe de Gascogne appartient à la sous-province tempérée moyenne. A l'instar de HALL, les provinces marines littorales sont définies selon les durées de températures critiques de survie ou de reproduction.

La faune abyssale appartient au vaste ensemble que constitue tout l'Atlantique nord. Cette faune est très nettement séparée de la faune littorale arctique malgré l'homologie parfaite des types éthologiques représentés. Le phénomène de submergence peut expliquer comment se sont constitués les peuplements bathyaux et circalittoraux du large à partir d'un contingent arctico-boréal. Ces ensembles se sont réfugiés en profondeur une fois terminées les périodes froides, tandis que les plateformes de la province tempérée étaient colonisées par des éléments d'affinité plus chaude. Ces éléments très nombreux pénètrent plus ou moins vers les hautes latitudes d'où la nécessité de faire apparaître les sous-provinces de cette province tempérée.

MOTS CLES : Distribution bathymétrique et latitudinale. Provinces zoogéographiques. Submergence

KEY WORDS : Bathymetric and latitudinal distribution. Zoogeographic provinces. Submergence.

INTRODUCTION :

A partir de nos travaux sur la plateforme continentale Nord-Gascogne, nous avons déjà largement débattu des facteurs écologiques qui peuvent expliquer la répartition des animaux benthiques en milieu marin (GLÉMAREC, 1969), notamment celle des Bivalves (BABIN & GLÉMAREC, 1971). Il est possible sur la plateforme continentale d'isoler les unités de peuplements en fonction des facteurs édaphiques qui définissent au maximum 10 types d'habitat sédimentaire, pouvant se retrouver dans 3 étages définis par l'amplitude des facteurs climatiques. Cette double expression édapho-climatique est proposée à l'échelon européen (GLÉMAREC, 1973) et constitue la base de la classification des fonds pour la cartographie biosédimentaire (CHASSÉ & GLÉMAREC, 1976).

Depuis 1973, nous avons étudié l'ensemble de la plateforme Sud-Gascogne ou aquitanienne (missions "JOB HA ZELIAN" et Benthogas du "CRYOS").

Les missions "THALASSA" effectuées par la station biologique de Roscoff en 1967 et 1968, nous ont permis d'analyser les Bivalves bathyaux au Sud du Banc de la Chapelle et au Nord de la Galice et d'actualiser les travaux plus anciens de LEDANOIS (1948).

La mission abyssale Nord Atlante du "JEAN CHARCOT" en 1969 dans l'ensemble de l'Atlantique Nord a fait l'objet d'une note préliminaire (CHAVAN & GLÉMAREC, 1971).

Il est donc possible de présenter une première synthèse de ce que peut être la distribution écologique et latitudinale des Bivalves dans le Golfe de Gascogne.

I. Distribution des Bivalves sur la plateforme continentale du Golfe de Gascogne

Le tableau I présente de façon simplifiée cette double répartition édaphoclimatique*. Etant donné la valence écologique de chaque espèce et en ne considérant que l'aire optimale de chaque espèce, il est possible de limiter le nombre de catégories édaphiques à 6, définissant les grandes unités de peuplement malacologique sur l'ensemble de la zone côtière (étages infralittoral et circalittoral côtier)**. Ce sont les peuplements :

- des sables hétérogènes envasés et graviers hétérogènes sableux ou série relique

- des graviers propres
- des sables grossiers et dunaires
- des sables fins

ou série résiduelle et de charriage

- des sables fins envasés
- des vases sableuses et vases franches

ou série de décantation pélitique

Il est également possible de regrouper l'étage infralittoral et l'étage circalittoral côtier où la distinction qualitative des peuplements ne repose que sur quelques espèces qui n'ont pas les mêmes exigences climatiques. Par contre, les différences quantitatives sont importantes. Les peuplements du large (étage circalittoral du large) sont qualitativement très

*Ne sont pas incluses dans cet inventaire, les *Erycinacea* et *Cyamiacea* où la systématique est encore quelque peu confuse, quelques espèces ubiquistes ou cosmopolites : *Mytilus edulis*, *Hiatella arctica* ainsi que des espèces euryhalines vivant en eaux saumâtres : *Mya arenaria*, *Macoma baltica*... et enfin les "Tarets" chez qui la répartition géographique est difficile à préciser.

**Dans le Golfe de Gascogne, *Mesodesma cornea* est sans doute le seul bivalve qui puisse caractériser l'étage médiolittoral en eaux euhalines.

	SABLES HETEROGENES ENVASES	GRAVIERS PROPRES	SABLES GROSSIERS ET DUNAIRES	SABLES FINS	SABLES FINS ENVASES	VASES SABLEUSES ET VASES
CIRCA COTIER ET INFRA LITTORAL	NUCULA NUCLEUS PECTEN MAXIMUS CHLAMYS OPERCULARIS CHLAMYS VARIA DIPLODONTA ROTUNDATA LUCINOMA BOREALIS VENERUPIS AUREA VENERUPIS PULLASTRA VENERUPIS DECUSSATA VENUS VERRUCOSA VENUS OVATA TELLINA DONACINA SOLEN MARGINATUS LYONSIA NORVEGICA	MODIOLUS ADRIATICUS CHLAMYS TIGERINA DOSINIA EXOLETA CIRCE MINIMA VENERUPIS RHOMBOIDES VENUS FASCIATA VENUS CASINA TELLINA CRASSA GARI DEPRESSA GARI TELLINELLA ASTARTE TRIANGULARIS	NUCULA HANLEYI GLYCYMERIS GLYCYMERIS CARDIUM NORVEGICUM CALLISTA CHIONE TELLINA PYGMAEA DONAX POLITUS ABRA PRISMATICA SPISULA SOLIDA SPISULA OVALIS SPISULA ELLIPTICA	DIVARICELLA DIVARICATA CARDIUM ECHINATUM CARDIUM TUBERCULATUM CARDIUM ACULEATUM DOSINIA LUPINA VENUS GALLINA MYSIA UNDATA DONAX VITTATUS TELLINA SQUALIDA TELLINA TENUIS GARI FERVENSIS PHARUS LEGUMEN MACTRA CORALLINA LUTRARIA ELLIPTICA THRACIA PHASEOLINA COCHLODESMA PRAETENUE	NUCULA TURGIDA CARDIUM PAUCICOSTATUM TELLINA FABULA TELLINA SERRATA CULTELLUS PELLUCIDUS	NUCULA TURGIDA CARDIUM EXIGUUM CARDIUM PAUCICOSTATUM MYRTEA SPINIFERA THYASIRA FLEXUOSA ABRA NITIDA SOLECURTUS SCOPULA BARNEA CANDIDA PANDORA ALBIDA THRACIA PUBESCENS
CIRCA LITTORAL DU LARGE	NUCULA NUCLEUS NUCULANA MINUTA PITAR RUDIS TELLINA BALAUSTINA	ASTARTE SULCATA VENUS CASINA	SABLES GROSSIERS BIOGENES BATHYARCA PECTUNCULOIDES YOLDIELLA TOMLINI LIMOPSIS AURITA CRENELLA DECUSSATA CHLAMYS SEPTEMRADIATA CHLAMYS STRIATA CYCLOPECTEN SIMILIS ASTARTE MONTAGUI VENUS OVATA TELLINA BALAUSTINA GARI COSTULATA PANDORA PINNA CUSPIDARIA ROSTRATA CUSPIDARIA COSTELLATA CUSPIDARIA ABBREVIATA POROMYA GRANULATA			NUCULA SULCATA MODIOLUS PHASEOLINUS PINNA RUDIS GLOSSUS HUMANUS ABRA NITIDA ZOZIA CHAMASOLEN THRACIA CONVEXA CUSPIDARIA CUSPIDATA

TABLEAU I

différents, mais les caractères édaphiques y étant moins variés et moins sélectifs, on peut procéder à des regroupements de termes. Il ne reste que 4 peuplements, celui :

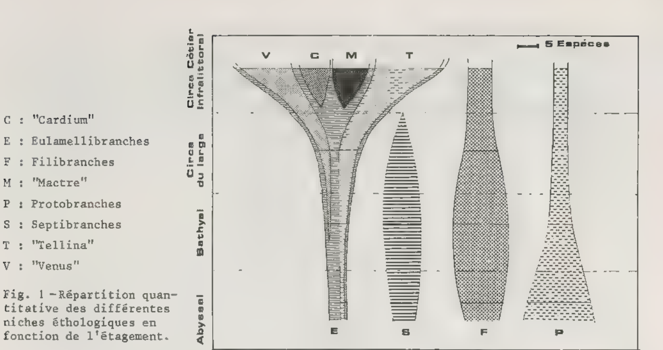
- des sables hétérogènes envasés et graviers hétérogènes sableux
- des graviers envasés
- des sables grossiers biogènes, catégorie non représentée en zone plus côtière
- des vases sableuses et vases franches.

Sur le plan éthologique, chaque niche tend à déléguer un de ses représentants dans chaque unité de peuplement. C'est le cas des Protobranches avec :

- *Nucula nucleus* pour les sables et graviers hétérogènes envasés
- *Nucula hanleyi* pour les sables grossiers et dunaires
- *Nucula turgida* pour la série de décantation pélitique
- *Nuculana minuta* pour les sables hétérogènes envasés du large
- *Nuculana fragilis* pour les sables grossiers biogènes
- *Nucula sulcata* pour l'ensemble des vases.

Si les Eulamellibranches, au sens du PELSENEER, dominent sur cette plateforme, le type déposivore est représenté par les "Tellines", par contre, dans le type suspensivore, les "Venus" des sédiments grossiers sont remplacées par les "Cardium" dans les sédiments envasés (Fig. 1).

Au niveau des sables dunaires, l'intensité hydrodynamique peut réduire le peuplement dans les cas extrêmes, à une seule population, ce sont les bancs de *Spisula ovalis* ou *Spisula elliptica* dans le côtier, *Spisula solida* dans l'infralittoral. Ceci est à comparer aux populations de *S. subtruncata* du Dogger Bank. Il y a donc vicariance à l'intérieur de la même niche trophique que constitue le genre *Spisula*.



C : "Cardium"

E : Eulamellibranches

F : Filibranches

M : "Mactre"

P : Protobranches

S : Septibranches

T : "Tellina"

V : "Venus"

Fig. 1 – Répartition quantitative des différentes niches éthologiques en fonction de l'étagement.

2. La faune bathyale du Golfe de Gascogne

Le tableau II résume ce qu'est actuellement la faune de la pente atlantique de 200 à 2.000 mètres. Certaines espèces au statut douteux des listes de LEDANOIS (1948) sont volontairement omises.

Protobranches et Septibranches (au sens de PELSENEER) sont beaucoup plus nombreux que sur la plateforme, tandis que les Eulamellibranches se réduisent. On note l'importance des Filibranches, ce qui peut s'expliquer par la présence de faciès coralliens.

TABLEAU II

FAUNE BATHYALE DU GOLFE DE GASCOGNE

NUCJLANA PERNULA NUCJLA SULCATA NUCJLOMA TENLIS LEDELLA MESSANENSIS YOLDIELLA TOMLINI YOLDIA LJCIDA YOLDIA LENTICULA	ASTARTE SULCATA THYASIRA FERRUGINEA THYASIRA CROULINENSIS AXINOPSIS ORBICULATA VENLS CASINA TELLINA BALAUSTINA ABRA LONGICALLUS
BENTHARCA NODULOSA BENTHARCA GLACIALIS BATHYARCA PECTUNCJLOIDES ARCA OBLIQUA LIMOPSIS AURITA MONIA GLAJCA SPONDYLJS GUSSONI CHLAMYS SEPTEMRADIATA CHLAMYS ISLANDICA CHLAMYS GROENLANDICA CHLAMYS . ARATA CHLAMYS BRUEI CYCLOPECTEN SIMILIS DELECTOPECTEN VITRELS LIMA MARIONI	PECCHIOLIA INSCULPTA VERTICORDIA ACJTICOSTATA CARDIOMYA COSTELLATA CUSPIDARIA ROSTRATA CUSPIDARIA SULCIFERA CUSPIDARIA TRJNCATA TROPIDOMYA ABBREVIATA RHINOCLAMA IMBRICATA ALLOGRAMMA FORMOSA

3. La faune abyssale du Golfe de Gascogne

A la suite de la campagne Nord-Atlante, il a été possible de résumer les caractéristiques malacologiques de ce milieu (CHAVAN & GLÉMAREC, 1971). La prépondérance des Protobranches et Septibranches apparue dans l'étage bathyal est ici très évidente ainsi que la quasi-disparition des Eulamellibranches. Cette faune (Tableau III) appartient à l'ensemble des bassins abyssaux nord-atlantiques : "Labrador, Newfoundland, North-America, Norwegian et West-Europe". Les espèces communes à ce vaste ensemble nord-atlantique représente plus de 80 % des espèces et le nombre d'espèces propres aux bassins Est par rapport aux bassins Ouest, est très restreint.

La figure 1 illustre quantitativement ces changements de type éthologique avec la bathymétrie croissante.

FAUNE ABYSSALE
NORD-EST ATLANTIQUE

TABLEAU III

NUCULA CANCELLATA	BENTHARCA ASPERULA
BREVINUCULA VERRILLI	<u>BATHYARCA FREILEI</u>
MALLETIA ABYSSORUM	BATHYARCA ORBICULATA
MALLETIA CUNEATA	LIMOPSIS MINUTA
MALLETIA OBTUSA	LIMOPSIS TRANSVERSA
TINDARIA PERRIERI	DACRYDIUM VITREUM
NEIOLONELLA SUBOVATA	PROPEAMUSSIUM LUCIDUM
LEDELLA MESSANENSIS	AMUSSIUM PERMIRUM
LEDELLA SUBEXCISA	HYALOPECTEN UNDATUS
PROPELEDA FRAGILIS	LIMATULA SUBOVATA
YOLDIELLA CURTA	
YOLDIELLA FRATERNA	LEPTAXINUS EUMYARIUS
YOLDIELLA INFLATA	AXINULUS CYCLADIA
YOLDIELLA INSCULPTA	VESICOMYA ATLANTICA
YOLDIELLA JEFFREYSI	ABRA PROFUNDORUM
YOLDIELLA LENTICULA	
<u>YOLDIELLA SUBAEQUILATERA</u>	<u>LYONSIELLA ABYSSICOLA</u>
PRISTIGLOMA NITENS	POLYCORDIA JEFFREYSI
	CETECONCHA ISOCARDIOIDES
	CUSPIDARIA ANGULARIS
	CUSPIDARIA LAMELLOSA
	CARDIOMYA CURTA
	MYONERA RUGINOSA

LES ESPECES SOULIGNEES SONT COMMUNES AVEC
LA FAUNE LITTORALE ARCTIQUE

4. <u>Distribution zoogéographique dans l'ensemble de l'Atlantique Est</u>

Une fois bien définie la distribution écologique des espèces de Bivalves dans le Golfe de Gascogne, il est possible de chercher les relations pouvant exister entre distribution latitudinale et bathymétrique. Pour ce faire, il est nécessaire d'étendre la réflexion au moins à l'ensemble de l'Atlantique Nord-Est en se basant sur les travaux essentiels de OCKELMANN pour l'Est-Groënland (1958), PETERSEN pour les Iles Féroés (1968) et pour la Mer du Nord (1977), TEBBLE pour les Iles Britanniques (1966), CABIOCH (1977) et HOLME (1966) pour la Manche, HIDALGO pour la Péninsule Ibérique (1917), MARS (1965) et CARPINE (1970) pour la Méditerranée, PASTEUR-HUMBERT pour le Maroc (1962), KNUDSEN (1970) et CLARKE (1962) pour la faune abyssale.

a) La faune littorale actique

En prenant comme base de réflexion les listes d'OCKELMANN, établies sur le littoral Est-Groenlandais (Tableau IV), il apparait que cette faune arctique, dont les éléments les plus avancés descendent jusqu'aux Iles Féroés, est différente de la faune abyssale nord-atlantique.
Des homologies apparaissent au niveau des Protobranches et Septibranches, ce qui s'explique par l'uniformité des facteurs écologiques. Rien d'étonnant à ce que soit des niches éthologiques comparables qui définissent ces deux milieux, *Malletia, Yoldia, Yoldiella, Portlandia...* chez les Protobranches, *Cuspidaria* chez les Septibranches.
La faune abyssale est très distincte de la faune arctique littorale puisque nous ne notons que trois espèces communes à ces deux mi-

FAUNE ARCTIQUE EST-ATLANTIQUE

YOLDIELLA SUBAEQUILATERA	
YOLDIA HYP.HYPERBOREA	CARDIUM CILIATUM
YOLDIA THRACIAEFORMIS	CARDIUM ELEGANTULUM
PORTLANDIA ARCTICA	SERRIPES GROENLANDICUS
PORTLANDIA FRIGIDA	GOMPHINA FLUCTUOSA
PORTLANDIA INTERMEDIA	MACOMA CALCARIA
BATHYARCA FREILEI	MACOMA LOVENI
BATHYARCA PECT.GRANDIS	MACOMA MOESTA
DACRYDIUM VITREUM	MACOMA TORELLI
MODIOLARIA DISCORS LAEV.GATA	CYRTODARIA KURIANA
MODIOLARIA NIGRA	LYONSIELLA ABYSSICOLA
CHLAMYS ISLANDICA	LYONSIA ARENOSA
PROPEAMUSSIUM GROENLANDICUM	PANDORA GLACIALIS
PROPEAMUSSIUM IMBRIFERUM	THRACIA DEVEXA
LIMA HYPERBOREA	THRACIA SEPTENTRIONALIS
	THRACIA MYOPSIS
ASTARTE ACUTICOSTATA	PANOMYA ARCTICA
ASTARTE BOREALIS	CUSPIDARIA ARCTICA
ASTARTE CRENATA	CUSPIDARIA GLACIALIS
ASTARTE ELLIPTICA	CUSPIDARIA SUBTORTA
ASTARTE INFLATA	
ASTARTE SUBAEQUILATERA	
THYASIRA EQUALIS	
THYASIRA GOULDI	

TABLEAU IV

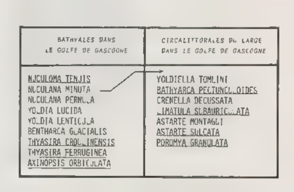
lieux : *Yoldiella subaequilatera*, *Bathyarca freilei* et *Lyonsiella abyssicola*(cf. Tableau III). Cette notion a déjà été développée par des auteurs comme KNUDSEN (1970).

Si dans la faune arctique, la présence de nombreux Eulamellibranches ne semble pas en harmonie avec le milieu profond, elle s'explique par l'origine nord-Pacifique de ces Eulamellibranches, comme *Astarte* sp., *Macoma* sp., *Serripes groenlandicus*. L'ensemble de cette faune arctique est panarctique et circumpolaire.

b) - La faune artico-boréale

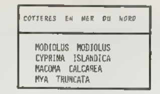
Un contingent d'espèces présent dans la faune arctique littorale peut descendre à des latitudes moindres - tout en s'adaptant à des profondeurs plus importantes, c'est le phénomène de submergence des hautes latitudes vers les basses latitudes - pour ne pas employer le terme de submergence tropicale aux latitudes qui sont évoquées ici. Selon l'importance de cette submergence, ce contingent peut se diviser en 3 ensembles (Tableau V):

FAUNE ARCTICO-BOREALE



BATHYALES DANS LE GOLFE DE GASCOGNE	CIRCALITTORALES DU LARGE DANS LE GOLFE DE GASCOGNE
NUCULOMA TENUIS	YOLDIELLA TOMLINI
NUCULANA MINUTA	BATHYARCA PECTUNCULOIDES
NUCULANA PERNULA	CRENELLA DECUSSATA
YOLDIA LUCIDA	LIMATULA SUBAURICULATA
YOLDIA LENTICULA	ASTARTE MONTAGUI
BENTHARCA GLACIALIS	ASTARTE SULCATA
THYASIRA CROULINENSIS	POROMYA GRANULATA
THYASIRA FERRUGINEA	
AXINOPSIS ORBICULATA	

LES ESPECES MEDITERRANEENNES SONT SOULIGNEES



COTIERES EN MER DU NORD
MODIOLUS MODIOLUS
CYPRINA ISLANDICA
MACOMA CALCAREA
MYA TRUNCATA

TABLEAU V

1°) - Quatre espèces présentes en Mer du Nord dans l'étage côtier n'atteignent jamais le Golfe de Gascogne : *Macoma calcarea*, *Mya truncata*, *Cyprina islandica*, *Modiolus modiolus*. Pour ces deux dernières, leur limite méridionale actuelle (HOLME, 1966, CABIOCH, 1977) se situe vers le 49-50°N ; pour les deux autres espèces elle se situe au nord du 54°N. Ces espèces sont connues dans le Golfe de Gascogne vers 100-110 mètres de profondeur à l'état de coquilles, ce qui prouve le retrait de cette faune froide à la suite du réchauffement du climat postérieurement aux dernières glaciations.

2°) - Les espèces qui dans le Golfe de Gascogne vivent dans l'étage circalittoral du large au bord du plateau continental.

3°) - Les espèces qui dans le Golfe de Gascogne ont gagné l'étage bathyal témoignant d'une submergence plus importante que les 2 premiers lots d'espèces. Elles vivent en Mer du Nord entre 30 et 60 mètres de profondeur (étage côtier) au nord du Dogger bank d'après les données de PETERSEN (1977). Il est intéressant de noter que la moitié de ces deux derniers lots sont également présents en Méditerranée.

Ce phénomène de submergence nous a déjà permis d'expliquer le glissement d'une communauté benthique d'un étage dans l'autre, lorsque la latitude décroit (GLÉMAREC, 1973). La communauté à *Nucula sulcata* - *Brissopsis lyrifera* caractéristique de l'étage côtier en Mer du Nord, vit dans l'étage du large dans le Golfe de Gascogne. Inversement, les peuplements bathyaux du Golfe de Gascogne caractérisent l'étage du large en Mer du Nord. Ces glissements bathymétriques sont essentiellement dûs aux conditions de stabilité thermique déterminée par les plus ou moins grands brassages hydrodynamiques. La partie aquitanienne du Golfe de Gascogne montre de façon qui peut apparaitre contradictoire, que les peuplements de l'étage bathyal du Nord-Gascogne remontent sur le plateau Sud-Gascogne jusqu'à 120-140 mètres (cas de *Nuculoma tenuis* - *Abra longicallus*). Ce type d'émergence peut également se présenter dans le cas d'un "upwelling" comme nous l'avons décrit au Maroc (BOUCHER & GLÉMAREC, 1974). C'est le cas de la communauté à *Nucula sulcata* qui remonte sur le plateau continental marocain jusqu'à 40 mètres environ.

c) - La faune européenne tempérée du plateau continental Est-Atlantique :

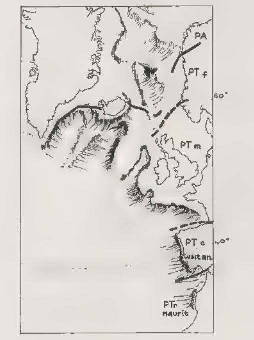
Aucune autre région n'a été aussi bien étudiée que ces côtes européennes et dès le milieu du 19e siècle, LOVEN (1846) parle de faune arctique, boréale et lusitanienne-méditerranéenne. Paradoxalement, la délimitation de la faune boréale est toujours restée délicate (EKMAN, 1953). Le Tableau VI rassemble tous les Bivalves de la plateforme continentale Est-Atlantique de la Péninsule Ibérique jusqu'au Sud de l'Islande et du Nord de la Norvège, ce qui est convenu d'être la limite avec la province arctique.

La Péninsule Ibérique marque la limite d'un grand nombre d'espèces et aussi de genres *Solemya, Woodia, Ungulina, Cardita, Chama, Standella, Panopea* ... La côte atlantique de cette péninsule représente la sous-province chaude ou lusitanienne. Dans le Golfe de Gascogne, quelques éléments lusitaniens remontent jusqu'à la pointe de Bretagne : *Pitar rudis, Tellina serrata, Abra ovata, Mesodesma cornea* ...mais cela ne peut en rien justifier l'appartenance de la partie des côtes françaises à la sous-province chaude, (cf. MARS, 1963).

La Manche ne représente pas non plus une frontière géographique importante et il faut remonter au Nord des Iles Britanniques et jusqu'à la latitude 62° sur les côtes de Norvège pour trouver une rupture dans la distribution des bivalves. Ce serait la limite septentrionale de la sous-province moyenne. La deuxième sous-province froide inclut la côte Sud de l'Islande et la côte norvégienne jusqu'aux Iles Lofoten (incluses). Les Iles Féroés appartiennent à la fois à cette sous-province tempérée froide et à la province arctique (Fig. 2).

Le terme boréal ayant été utilisé de façon très variée sur le plan zoogéographique, il est préférable de le réserver pour désigner cette faune qui habite les sous-provinces tempérées, froide et moyenne et pénètre également dans les sous-provinces tempérées chaudes lusitanienne et méditerranéenne, puisque très peu d'espèces du Tableau VI sont absentes de la Méditerranée. Là cependant, elle peut être dominée par la faune lusitanienne et méditerranéenne.

Dans ces problèmes de délimitation, on ne dira jamais assez combien les conditions édaphiques peuvent créer des artefacts. En Manche, les sédiments envasés sont pratiquement absents ainsi que sur la côte aquitanienne, cela n'est pas suffisant pour définir les limites de certaines espèces. LE DANOIS (1948) a présenté la région centrale du Golfe de Gascogne (au Nord de la Gironde) comme étant une barrière zoogéographique importante. C'est essentiellement la la différence entre les types de fonds offert à la macrofaune qui peut créer cette illusion.



PA - Province arctique
PT_f - S/Province tempérée froide
PT_m - S/Province tempérée moyenne
PT_c - S/Province tempérée chaude lusitanienne
PT_r - Province tropicale mauritanienne

Fig. 2 - Délimitation des provinces dans l'Atlantique Nord-Est

PROTOBRANCHIA	ANISOMYARIA		EULAMELLIBRANCHIA					ANOMALODESMACEA SEPTIBRANCHIA		
	MODIOLUS PHASEOLINUS MUSCULUS MARMORATUS	PECTEN MAXIMUS CHLAMYS DISTORTA CHLAMYS TIGERINA CHLAMYS STRIATA CHLAMYS OPERCULARIS CHLAMYS SEPTEMRADIATA CYCLOPECTEN SIMILIS MONIA PATELLIFORMIS ANOMIA EPHIPPIUM	LUCINOMA BOREALIS THYASIRA FLEXUOSA GLOSSUS HUMANUS	CARDIUM EDULE CARDIUM ECHINATUM PARVICARDIUM MINIMUM PARVICARDIUM EXIGUUM PARVICARDIUM OVALE PARVICARDIUM NODOSUM	DOSINIA LUPINA VENUS OVATA VENUS STRIATULA VENERUPIS PULLASTRA VENERUPIS RHOMBOIDES MYSIA UNDATA	TELLINA FABULA TELLINA TENUIS TELLINA PYGMAEA ABRA PRISMATICA ABRA NITIDA GARI FERVENSIS GARI TELLINELLA	CULTELLUS PELLUCIDUS ENSIS ENSIS ENSIS ARCUATUS ENSIS SILIQUA SPISULA SOLIDA SPISULA SUBTRUNCATA SPISULA ELLIPTICA CORBULA GIBBA MYA ARENARIA XYLOPHAGA DORSALIS	THRACIA DISTORTA THRACIA VILLOSIUSCULA THRACIA PHASEOLINA COCHLODESMA PRAETENUE THRACIA CONVEXA CUSPIDARIA ROSTRATA LYONSIA NORVEGICA	NORD NORVEGE SUD ISLANDE	S/PROVINCE FROIDE
NUCULA SULCATA NUCULA TURGIDA NUCULA NUCLEUS ARCA TETRAGONA GLYCYMERIS GLYCYMERIS	MUSCULUS DISCORS	CHLAMYS VARIA LIMA LOSCOMBI LIMA HIANS OSTREA EDULIS	MYRTEA SPINIFERA	LAEVICARDIUM OBLONGUM CARDIUM ACULEATUM	DOSINIA EXOLETA CIRCE MINIMA VENUS FASCIATA VENUS CASINA VENERUPIS DECUSSATA VENERUPIS AUREA PETRICOLA PHOLADIFORMIS	DONAX VITTATUS TELLINA CRASSA GASTRANA FRAGILIS SCROBICULARIA PLANA ABRA ALBA ABRA TENUIS GARI COSTULATA GARI DEPRESSA SOLECURTUS SCOPULA ZOZIA CHAMASOLEN	SOLEN MARGINATUS LUTRARIA ELLIPTICA PHOLAS DACTYLUS BARNEA CANDIDA	CUSPIDARIA CUSPIDATA CUSPIDARIA COSTELLATA CUSPIDARIA ABBREVIATA	LOFOTEN SUD NORVEGE	S/PROVINCE MOYENNE
NUCULA HANLEYI ARCA LACTEA	MODIOLUS BARBATUS MUSCULUS COSTULATUS	PTERIA HIRUNDO PINNA RUDIS	DIPLODONTA ROTUNDATA LORIPES LUCINALIS ASTARTE TRIANGULARIS		CALLISTA CHIONE VENUS VERRUCOSA	TELLINA DONACINA TELLINA BALAUSTINA	MACTRA CORALLINA SPHENIA BINGHAMI		GRANDE-BRETAGNE	
	MODIOLUS ADRIATICUS MYTILUS GALLOPROVINCIALIS CRENELLA RHOMBEA		DIVARICELLA DIVARICATA	CARDIUM TUBERCULATUM PARVICARDIUM PAPILLOSUM	NOTIRUS IRUS	DONAX POLITUS TELLINA SQUALIDA PHARUS LEGUMEN	MACTRA GLAUCA SPISULA OVALIS LUTRARIA OBLONGA LUTRARIA ANGUSTIOR ERVILIA CASTANEA GASTROCHAENA DUBIA BARNEA PARVA PHOLADIDEA LOSCOMBIANA	PANDORA ALBIDA PANDORA PINNA THRACIA PUBESCENS	MANCHE	
NUCULANA FRAGILIS		MONIA GLAUCA PYCNODONTE COCHLEAR CRASSOSTREA ANGULATA		CARDIUM PAUCICOSTATUM	PITAR RUDIS	DONAX TRUNCULUS TELLINA SERRATA ABRA OVATA	MESODESMA CORNEA		GOLFE DE GASCOGNE	
NUCULANA PELLA SOLEMYA TOGATA ARCA BARBATA ARCA DILUVII ARCA CORBULOIDES GLYCYMERIS VIOLACESCENS	MUSCULUS BARBATELLUS MYTILUS PICTUS	LITHOPHAGA LITHOPHAGA CHLAMYS PES FELIS CHLAMYS FLEXUOSA CHLAMYS GLABRA CHLAMYS MULTISTRIATA CHLAMYS SOLIDULA PROPEAMUSSIUM HYALINUM LIMA LIMA LIMA INFLATA OSTREA STENTINA	CODAKIA RETICULATA ANGUINA RUBRA CARDITA CALYCULATA CARDITA ACULEATA CARDITA TRAPEZIA CHAMA GRYPHOIDES ASTARTE FUSCA WOODIA DIGITARIA	CARDIUM ERINACEUM	VENUS NUX	DONAX VENUSTUS DONAX SEMISTRIATUS TELLINA PULCHELLA TELLINA PLANATA TELLINA COMPRESSA TELLINA DISTORTA TELLINA NITIDA MACOMA CUMANA SCROBICULARIA COTTARDI SOLECURTUS STRIGILLATUS	EASTONIA RUGOSA CORBULA COSTATA	PANOPEA GLYCYMERIS	PENINSULE IBERIQUE	S/PROVINCE CHAUDE

TABLEAU VI : Afin de préciser les limites des sous-provinces de cette grande province tempérée, sur la côte est-atlantique, les espèces sont placées dans ce tableau, là où elles sont en limite septentrionale, le classement de gauche à droite étant systématique. Les espèces ne se retrouvant pas en Méditerranée sont soulignées, elles sont très peu nombreuses, si ce n'est quelques Mactridés, ce qui montre que très peu d'éléments de cette faune tempérée sont absents de Méditerranée. Par ailleurs, on peut être tenté de dire qu'à l'intérieur de cette province, les espèces disparaissent progressivement lorsque la latitude augmente, cependant certaines limites coincidantes de bon nombre d'espèces permettent de définir les sous-provinces.

Nous avons vainement recherché en Aquitaine deux espèces signalées sur ces côtes : *Codakia reticulata* et *Macoma cumana* (MONBET, 1970). Si ces espèces ont pu pénétrer cette région, c'est à l'état de pseudopopulation, à la faveur de conditions climatiques exceptionnelles, mais elles n'ont pas pu s'établir définitivement.

Dans le même sens, il faut citer le cas d'espèces exotiques, trouvées vivantes au siècle dernier sur le littoral du Golfe de Gascogne, telles *Lucina carnaria* L. ou *Tellina radiata* L. qui ont totalement disparu aujourd'hui de nos régions et ont pu survivre quelques années après une intrusion accidentelle sur les coques en bois des grands voiliers par exemple. Cette présence intriguait les anciens auteurs, comme en témoignent ces quelques mots de TASLÉ (1967) : ... "il est prudent peut-être d'attribuer jusqu'à nouvelles observations la présence de cette espèce sur nos côtes à des causes purement accidentelles. L'avenir seul apprendra si elle *(Tellina radiata)* aura pu s'y maintenir".

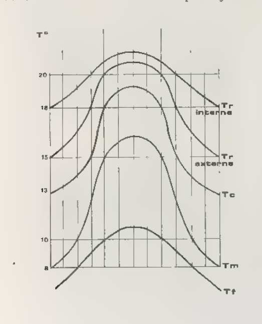


Fig. 3 - Cycle annuel de la température de l'eau, au voisinage des côtes dans les différentes provinces et sous-provinces Est-Atlantique.

ANNEXE :

A l'instar de HALL (1964), il est possible de chiffrer pour chaque sous-province la durée (en mois) pendant laquelle la température doit être supérieure à un seuil donné pour que la reproduction ait lieu ou pour que la survie soit possible. La figure 3 schématise ces exigences. Pour la sous-province tempérée moyenne, la température doit être supérieure à 15° durant 4 mois pour que la reproduction ait lieu. Pour la sous-province chaude, la température n'est jamais inférieure à 15° et elle doit être supérieure à 18° pendant plus de 4 mois. Ceci n'est évidemment valable que pour la zone où le réchauffement est maximal dans une aire géographique donnée, c'est-à-dire dans l'étage côtier et surtout dans l'infralittoral.

CONCLUSION :

Ces relations entre distribution bathymétrique et latitudinale permettent d'apporter quelques éléments quant à l'origine des faunes de l'Atlantique Nord-Est. La faune abyssale est ancienne, très bien isolée de la faune arctique littorale et un peu moins bien de la faune bathyale. Cette dernière est essentiellement d'origine artico-boréale, elle n'est pas encore complètement séparée de la faune tempérée qui peuple la plateforme. Cette faune tempérée après le réchauffement du climat post-glaciaire a colonisé les plateformes occupées par la faune froide. Celle-ci a eu la possibilité de descendre dans l'étage bathyal tout en s'adaptant, cette dernière refoulant plus profondément la faune abyssale. Si aujourd'hui certaines formes tempérées chaudes gagnent vers le Nord, c'est nécessairement toujours en colonisant d'abord le milieu où les températures sont maximales à un moment donné de l'année, c'est-à-dire dans l'infralittoral. La colonisation de ce milieu côtier de la province tempérée s'est donc faite peu à peu en repoussant vers le nord ou en profondeur les espèces froides et dans cette progression vers le nord toutes les espèces ne peuvent pas remonter aussi loin, d'où les barrières zoogéographiques liées aux exigences de température. Le nombre d'espèces est donc décroissant des basses vers les hautes latitudes : 174 espèces pour la sous-province chaude lusitanienne, 136 pour la sous-province moyenne et 87 espèces pour la sous-province froide.

Les peuplements sont donc en évolution lente mais constante, c'est toujours dans

l'infralittoral que sont les espèces les mieux adaptées, les espèces indigènes plus anciennes aux stratégies adaptatives moins avancées n'ont pas d'autre solution que de s'adapter aux profondeurs croissantes, ce qui n'est pas à considérer seulement comme un recul mais aussi comme une accoutumance aux conditions de vie moins fluctuantes, à des températures plus basses.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BABIN C. & GLÉMAREC M., 1971 - Ecologie et paléoécologie des bivalves marins des sédiments meubles. *Haliotis* 1(2) : 105-125.

BOUCHER D. & GLÉMAREC M., 1974 - Données préliminaires sur le benthos de la côte sud de l'Atlantique marocain. *Tethys* 6(1-2) : 29-32.

CABIOC'H L. & al., 1977 - Le macrobenthos des fonds meubles de la Manche. *Biology of benthic organisms* : 115-128.

CARPINE C., 1970 - Ecologie de l'étage bathyal dans la Méditerranée occidentale. Thèse sc. nat. Univ. Marseille, 145 pp.

CHASSÉ C. & GLÉMAREC M., 1976 - Principes généraux de la classification des fonds pour la cartographie biosédimentaire. *J. Rech. Oceanogr.*, 1(3) : 1-18.

CHAVAN A. & GLÉMAREC M., 1976 - Note préliminaire sur les pélécypodes abyssaux de la mission Nord-Atlante du "JEAN-CHARCOT". *Haliotis*, 1 : 41-42.

CLARKE A., 1971 - Annotated list and bibliography of the abyssal marine molluscs of the world. Bull. Nat. Museum, Canada. 181 : 1-114.

EKMAN S., 1953 - Zoogeography of the sea : 1-418.

GLÉMAREC M., 1969 - Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. Thèse Dr Etat, Université Paris : 1-167.

GLÉMAREC M., 1973 - The benthic communities of the european north Atlantic continental shelf. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 11 : 263-289.

HALL C., 1964 - Shallow water marine climates and molluscan provinces. *Ecology* 45(2) : 226-233.

HIDALGO J.G., 1917 - Fauna malacologica de Espana, Portugal y las Baleares. *Trab. Mus. nac. Gen. nat., Madrid*, 30.

HOLME N., 1966 - The bottom fauna of the English channel. *J. mar. biol. Ass.*, 41 : 397-461.

KNUDSEN S. 1970 - The systematics and biology of abyssal and hadal bivalvia. *Galathea Report*, 11 : 1-240.

LE DANOIS E., 1948 - Les profondeurs de la mer. *Payot* : 301 pp.

LOREN S., 1846 - Malacologiska notises. *Overs. K. Svenska Vet. Akad. Förhandl.*

MARS P., 1963 - Les faunes et la stratigraphie du quaternaire méditerranéen. *Rec. Trav. St. Mar. End.* 28(43) : 61-97.

MARS P., 1965 - Faune marine des Pyrénées Orientales. *Masson* : 156 pp.

MONBET Y., 1972 - Etude bionomique du plateau continental au large d'Arcachon (Application de l'analyse factorielle). Thèse 3e cycle. Univ. Marseille : 95 pp.

OCKELMANN, W., 1958 - The zoology of east greenland, marine lamellibranchiata. *Meddelelser on Grønland*, 122(4) : 1-256.

PASTEUR-HUMBERT C., 1962 - Les mollusques marins testacés du Maroc. *Trav. Inst. Sc. Chérif*, 28 : 1-184.

PELSENEER L., 1906 - A treatise on zoology. 5 : 1-355.

PETERSEN H., 1968 - Zoology of the Faroes : 1-80.

PETERSEN H., 1977 - The density, biomass and origin of the Bivalves of the central north sea. *Meddelelser fra Danmarks fisheri og havundersogelser*, 7 : 221-273.

TASLÉ P., 1867 - Histoire naturelle du Morbihan, Vannes : 1-72.

TEBBLE N., 1966 - British bivalve seashells. *British Museum* : 1-213.

THE DOG - WHELK, *NUCELLA LAPILLUS* (L.), AS AN INDICATOR OF EXPOSURE AND POLLUTION ON POCKY SEA SHORES

J.H. Crothers

Leonard Wills Field Centre : Nettlecombe Court, Williton, Taunton. Somerset.

R E S U M E

La distribution et l'abondance des animaux et végétaux du littoral rocheux varie en relation avec l'exposition du littoral à l'action des vagues : ce fait a été utilisé par BALLANTINE (1961) pour définir son échelle d'exposition sur des bases biologiques. Cependant les caractéristiques de ces animaux et plantes sont aussi influencées par d'autres facteurs d'environnement et les tentatives pour utiliser l'échelle d'exposition après un été chaud, un hiver froid ou des accidents de pollution, peuvent conduire à des resultats anormaux.

La forme du Pourpre, Nucella lapillus (L.), répandu sur presque tout le littoral européen, varie en fonction de l'exposition à l'action des vagues. Les animaux en modes battus ont une coquille courte et trapue par rapport a ceux des sites de mode abrité. Dans de nombreux endroits, la corrélation entre la forme de la coquille et l'exposition est si précise que les rivages peuvent être exactement placés dans l'échelle d'exposition par simple mesure des coquilles. Dans ces endroits, il est possible d'évaluer les effets des grandes perturbations de l'environnement par une comparaison entre les degrès d'exposition, calculés, soit d'après la composition de la flore et de la faune du littoral, soit d'après les dimensions relatives des coquilles de Pourpre (qui elles ne changent pas immediatement sous l'effet d'un été chaud, d'un hiver froid ou d'une pollution).

Malheureusement il y a des exceptions dans la correspondance entre l'exposition aux vagues et la forme de la coquille, notamment dans le Canal de Bristol et dans les îles Shetland. C'est pourquoi il est nécessaire d'établir les normes de dimensions relatives des coquilles de Nucella avant d'en faire usage pour des programmes de contrôle de l'environnement.

I N T R O D U C T I O N

It is well known that the distribution and abundance of the common animals and plants of rocky sea shores varies according to the exposure of their shore to wave action. Sheltered shores are dominated by the larger fucoid algae, which give way to barnacles, limpets and mussels

with increasing exposure. These changes take place so regularly, and in so many places that BALLANTINE (1961) was able to use them as the basis of his biologically-defined exposure scale. This scale ranks rocky shores according to the performance of selected indicator species and does not require any physical measurements in order to establish the exposure grade.

Unfortunately the distribution and abundance of the indicator species also varies with geographical position; but this problem can be overcome by producing modified versions of the scale for different areas - as has been done by DALBY, COWELL, SYRATT and CROTHERS (1978) for Western Norway. The distribution and abundance of indicator species may also change after hot summers, cold winters or incidents of pollution. Attempts to use the scale under such circumstances can give anomalous results, although the anomalies may prove very interesting if recognised as such.

The Common Dog-Whelk of North Atlantic rocky shores, Nucella lapillus (L.) is a slow moving gastropod (Prosobranchia : Muricidae) feeding on sedentary prey (usually barnacles or mussels). Provided that the food supply is adequate they may spend long periods on the same piece of rock : some released near Watchet (Somerset : England) were still within 0.5 metres of the release site a year later. The female lays her eggs in capsules attached to the rock surface, and the young snails hatch directly from them without a planktonic dispersal phase. The species is more or less confined to rocky areas on the shore and appears not to penetrate much below low water mark. In short, the species probably exists in innumerable discrete breeding populations, with very little mixing, that have had ample time to diversify and evolve in response to the selection pressures of their own particular habitat.

Not surprisingly, the species shows a great deal of variation in the size, shape and colour of the shell (see COOKE, 1895). Of particular interest in the present context is the variation in shell shape : animals from exposed shores having short squat shells in comparison with those living in shelter.

T E C H N I Q U E S

The observations made in this paper are based on the measurement of about 39,000 shells from over 450 different sites. As young N. lapillus may grow allometrically (CROTHERS, 1977b, it is necessary to confine observations to full-sized, hopefully adult, individuals.

Most samples were of 100 shells although, where the species is rare, some had perforce to be smaller. Every collection was made without conscious bias as regards colour, size or shape of the shells - except for the ignoring of obvious juveniles - and attention was confined to living animals with undamaged shells.

Two measurements were taken to the nearest 0.1mm on each shell using vernier callipers :- Length (= height) L and Aperture Length Ap. The ratio $^{L}/Ap$ was calculated for each shell and a mean obtained for every sample.



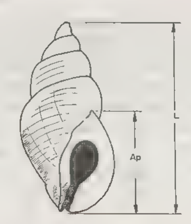


Fig. 1 Shells of Nucella lapillus to indicate the measurements taken. The left-hand shell is typical of exposed shores, whilst the other illustrates the elongated variety found in the Severn Estuary. From CROTHERS (1974 a)

Data from around Milford Haven in West Wales (CROTHERS, 1973), which was the area used by Ballantine when compiling his exposure scale, were processed by computer and produced the regression :-

$$Y = 1.214 + 0.036 X$$

where Y is the ratio $^{L}/Ap$ and X the exposure grade on Ballantine's scale. This yields a range of shell shape from 1.25 on an 'extremely exposed' Grade 1 shore to 1.50 on an 'extremely sheltered' Grade 8 one.

Crothers Fig 2.

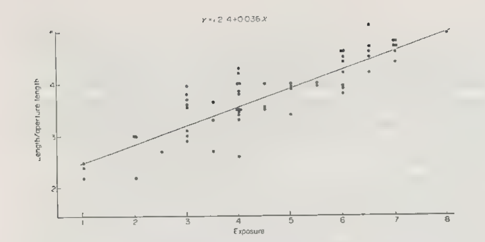


Fig. 2 Variation in the shell shape of <u>Nucella lapillus</u> from around Milford Haven : South Wales. Each point represents the mean of 100 shells From CROTHERS (1973)

In subsequent papers (CROTHERS, 1974a, 1975a, 1975b and 1977a) I have shown that this relationship holds over most of the species range in Southern Europe : from Lisbon to Cherbourg, from the Isles of Scilly to Swanage and from Lands End to Fishguard - although it does not apply at the head of the Bristol Channel or at the eastern end of the English Channel (on the English side at any rate). Further north the same relationship has been found around Mongstad (Fensfjorden : Norway - CROTHERS and COWELL <u>in press</u>) but there are discrepancies in the Shetland Islands (CROTHERS, <u>in press</u>)

A P P L I C A T I O N S

Within the areas where the relationship does hold the shape of <u>Nucella</u> shells can be used as a check on the visual assessment of exposure grades. This is useful on small rocks, or in other situations where part of the shore (and also the indicator species that would normally live there) is missing, for example obscured by shingle, and the normal exposure scale is difficult to apply.

There is also the possibility of using the relationship to detect and/or monitor the effects of sub-lethal pollution. Such pollution often appears to promote the growth of algae on the shore through a drastic

reduction in the numbers of herbivorous molluscs. Both features were very noticeable in September 1978 at Llanildut and around Portsall in North Finistere following the Amoco Cadiz incident earlier in the year. In subsequent years such shores may appear to be more sheltered than they really are. Many Cornish shores, formerly dominated by barnacles and limpets, showed a considerable growth of fucoids after Torrey Canyon. No observations were made of the shape of dog-whelk shells before and after that incident, but it is unlikely that there would have been any immediate changes unless there were drastic alterations in relevant selection pressures. Some cornish samples collected in 1970 (3 years after Torrey Canyon), and included in CROTHERS (1974a and 1975a), certainly suggested that the shells were a better indication of the pre-pollution shore than the indicator species could provide.

Estimates of exposure derived from measurement of dog-whelk shells are thus unlikely to change as a result of pollution, whilst those derived from observations of the general shore fauna and flora could show considerable changes. A comparison of the discrepancies between the two estimates could be of use in monitoring the eventual recovery of the shore

A NOTE ON THE EXCEPTIONS

There are at least three areas where the described relationship between shell shape in Nucella lapillus and exposure break down :- in the Severn Estuary, at the head of the Bristol Channel (CROTHERS, 1974a) ; on the coast of Kent and Sussex at the eastern end of the English Channel (CROTHERS, 1975a) ; and in the Shetland Islands (Crothers, in prep).

Shells of Nucella lapillus within the Severn Estuary (as defined by BOYDEN, CROTHERS, LITTLE and METTAM, 1977) are much more elongated than usual. Many populations show mean values of $^{L}/Ap$ between 1.6 and 1.8 with individual shells frequently exceeding 2.0 . The transition from the 'normal' to 'elongated' form is abrupt on the English coast, although less so in Wales. The appearance of an

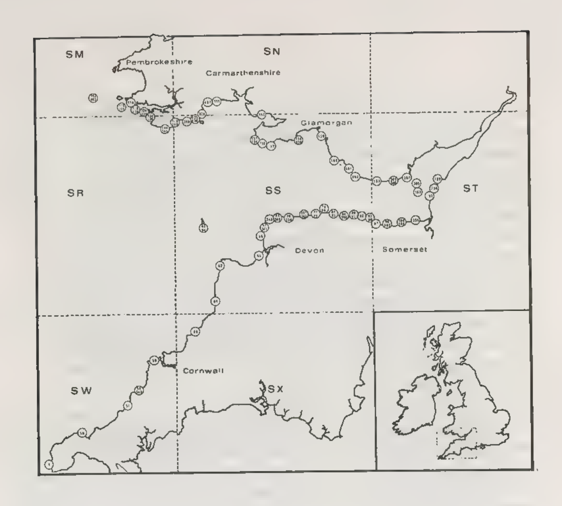


Fig.3 The sites from which samples of Nucella lapillus were collected in the Bristol Channel. The numbers merely refer to the sample reference no. The letters, SR,SS,ST etc indicate the 100 Km squares on the British National Grid. From CROTHERS (1974a)

elongated form is made even more noticeable by the presence of very large individuals, reaching over 55 mms in length and which appear to breed true (CROTHERS, 1977b). Similar, but old and much abraded, shells have been found on the shore at Peveril Point (Swanage), Kimmeridge, and Portland Bill on the southern coast of England although the living animals on these shores have normal-sized shells (see CROTHERS 1975a). There are also similar shells amongst the fossil collections in the British Museum (Natural History).

In the Shetland Islands some populations follow the expected variation of shell shape with exposure, but in the majority of places studied around the Oil Terminal in Sullom Voe there is a drastic

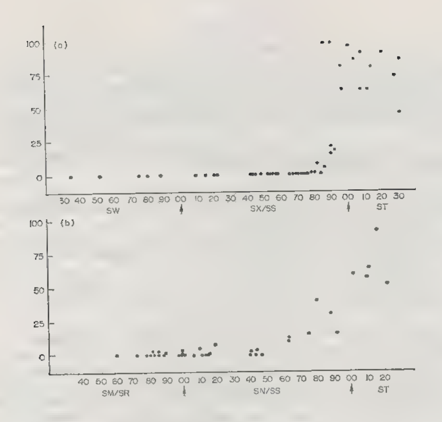


Fig.4 The occurrence of N.lapillus with an L/Ap ratio in excess of 1.60 in the Bristol Channel. The Y axis shows percentage of the sample reaching 1.60, and the X axis is the eastings component of the Grid Reference - see Fig.3 (a) The northern, Welsh, coast and (b) the southern, English, coast. From CROTHERS (1974a)

modification to the pattern. The very exposed shores have, as usual, very short squat shells : and shells from the very sheltered inlets also fit the expected shape - there is no suggestion here of the very elongated shells seen in the Bristol Channel. However the shells from shores of intermediate exposure also have the elongated shape expected on very sheltered shores. It appears that Shetland dog-whelks consider that there are only sheltered and exposed shores, with no intermediates. The same pattern may also occur on the shores of Kent and Sussex, at the eastern end of the English Channel, where there are no very exposed shores. The dog-whelks are of the sheltered shore form and show very little variation in shape.

R E F E R E N C E S

BALLANTINE, W.J. (1961). A biologically-defined exposure scale for the comparative description of rocky shores. Field Studies, 1 (3) 1 - 19

BOYDEN, C.R., CROTHERS, J.H., LITTLE, C. and METTAM, C. (1977) The intertidal invertebrate fauna of the Severn Estuary. Field Studies, 4, 477 - 554

COOKE, A.H. (1895). Molluscs in Cooke, Shipley and Reed Molluscs and Brachiopods. Cambridge Natural History.

CROTHERS, J.H. (1973). On variation in Nucella lapillus (L.) : shell shape in populations from Pembrokeshire, South Wales. Proceedings of the Malacological Society of London, 40, 319 - 327

CROTHERS, J.H. (1974a). On variation in Nucella lapillus (L.) : shell shape in populations from the Bristol Channel. Proceedings of the Malacological Society of London, 41, 157 - 170

CROTHERS, J.H. (1974b). On variation in the shell of the dog-whelk Nucella lapillus (L.). 1 Pembrokeshire. Field Studies, 4, 39 - 60

CROTHERS, J.H. (1975a). On variation in Nucella lapillus (L.) : shell shape in populations from the south coast of England. Proceedings of the Malacological Society of London, 41, 481 - 498

CROTHERS, J.H. (1975b). On variation in Nucella lapillus (L.) : shell shape in populations from the Channel Islands and north-western France. Proceedings of the Malacological Society of London, 41, 499 - 502

CROTHERS, J.H. (1977a). On variation in Nucella lapillus (L.) : shell shape in populations towards the southern limit of its European range. Journal of Molluscan Studies, 43, 181 - 188

CROTHERS, J.H. (1977b). Some observations on the growth of the common dog-whelk, Nucella lapillus (Prosobranchia : Muricacea) in the laboratory. Journal of Conchology, 29, 157 - 162

CROTHERS, J.H. (in prep). On variation in the shell of the dog-whelk Nucella lapillus (L.) from Sullom Voe and other parts of the Shetland Islands.

CROTHERS, J.H. and COWELL, E.B. (in press). On variation in Nucella lapillus (L.) : shell shape in populations from Fensfjorden, Norway. An applied example

DALBY, D.H., COWELL, E.B., SYRATT, W.B. and CROTHERS, J.H. (1978). An exposure scale for marine shores in Western Norway. Journal of the Marine Biological Association, U.K., 58,

A B S T R A C T

The distrib..tion and abundance of the common animals and plants of rocky sea shores varies in accordance with the exposure of their shore to wave action; a fact utilised by Ballantine (1961) in devising his biologically - defined exposure scale. However the performance of these common animals and plants is also affected by other environmental factors, and attempts to use the exposure scale after a hot summer, cold winter, or pollution incident can give anomalous results.

The shape of dog-whelk, Nucella lapillus (L.), shells over most of the European Atlantic seaboard also varies with exposure to wave action. Animals from exposed shores have short, squat, shells as compared with others from more sheltered sites. In many places the correlation between shell shape and exposure is so precise that shores may be accurately assigned to exposure grade on shell measurement alone.

In these places it may be possible to monitor the effects of large environmental incidents through a comparison of the estimates of exposure derived from shell measurements and from direct observation of the fauna and flora. (as shell shape cannot immediately change as a result of a hot summer, cold winter, or pollution).

Unfortunately there are exceptions to the usual pattern of shell shape variation with exposure, notably in the Bristol Channel and the Shetland Islands, and it is necessary to establish the local pattern of variation in Nucella before attempting to use the species in a monitoring programme.

REGIME, PREFERENDUM ET ETHOLOGIE PREDATPICE DES AEOLIDIIDAE
DES COTES DE FRANCE

par

J. TARDY et M. BORDES

Laboratoire de Biologie - Biochimie marines et Phycoécologie de l'Université de Poitiers - Institut Universitaire de Technologie 17026 - La Rochelle - Cedex -

ABSTRACT : Diet, Alimentary preference of *Aeolidiidae* along the french coasts - Predators - preys relationship.

The eight species *Aeolidiidae* found along our coasts eat on *Actiniae*. Most of them have an eclectic diet; owing to an experimental apparatus devised for this study we have been able to establish the alimentary preference of most of these sea slugs for various *Actiniae* liable to serve them as preys.

It seems, at least for the forms for which observations have been possible that the number of Actinian species likely to be used as food by larvae is much more restricted.

Finalby, a few experiments have been carried out to show the importance of relations between the sizes and number of the predators, and their preys.

RESUME :

Les 8 espèces d'*Aeolidiidae* de nos côtes se nourrissent d'Actinies. La plupart d'entre elles ont un régime assez eclectique; nous avons pu déterminer le préférendum de la majorité de ces Aeolidiens vis à vis de diverses Actinies capables de leur servir de proie.

Il semble, -au moins pour les formes où les observations se sont avérées possibles- que le nombre des espèces d'Actinies susceptibles de servir de nourriture aux larves soit beaucoup plus restreint.

Enfin, les rapports de tailles et le nombre des prédateurs vis à vis de leurs proies ont fait l'objet de quelques expériences, montrant l'importance de ces facteurs.

Les récoltes de Nudibranches que nous poursuivons sur les rivages du Bas-Poitou et plus épisodiquement sur les côtes de la Manche, enfin les élevages que nous menons depuis une quinzaine d'années, nous ont permis d'accumuler des observations sur leur régime alimentaire.

Ce sont ces observations que nous rapporterons ici en nous limitant au cas des *Aeolidiidae*.

Y sont ajoutés les résultats des diverses expériences réalisées afin de préciser, d'une part, quelle est la gamme d'Actinies capables, -parmi celles que nous rencontrons couramment- de leur servir de proie, et, d'autre part, quelles sont celles vers lesquelles vont leurs préférences.

Enfin nous avons étudié l'éthologie prédatrice et son conditionnement: les rapports *Aeolidiidae* - Actinies sont en effet particulièrement intéressants, puisque ces dernières sont elles mêmes de redoutables prédateurs, dotés d'organites urticants, les cnidocystes, dont les poisons paralysent ou tuent la plupart des organismes qui entrent en contact avec elles. De fait, le comportement des *Aeolidiidae* est largement influencé par la nature de la proie et par les rapports de taille et de nombre de Mollusques vis à vis des Actinies.

Enfin, dans quelques cas exceptionnels s'y prêtant, l'expérience montre un comportement différent entre les larves, les juvéniles et les adultes.(1)

Ainsi serons nous amenés à examiner successivement les résultats concernant tout d'abord les adultes, puis celui des jeunes, enfin, dans quelques cas favorables, celui des larves.

MATERIEL ET METHODES

1- Cas des Adultes et des Juvéniles.

a) *Aeolidiidae* testés

Les espèces que nous avons utilisées sont:
Aeolidia papillosa (L) 1761, *Aeolidiella alderi* (Cocks) 1849, *Aeolidiella glauca* (A et H) 1845, *Aeolidiella sanguinea* (Norman) 1877, *Spurilla neapolitana* (Delle chiaje) 1823, *Berghia coerulescens* (Laurillard) 1830, *Berghia verrucicornis* (Costa) 1864, *Cerberilla bernadettae* Tardy 1965.
Ainsi, des renseignements concernant tous les *Aeolidiidae* connus des côtes européennes ont été rassemblés à l'exception de la rarissime *Limenandra nodosa* Haefelfinger et Stamn 1959, qui n'a jusqu'à présent été récoltée qu'en Méditerranée: bien que son régime alimentaire soit inconnu, la morphologie de ses pièces buccales suggère qu'elle se nourrit, elle aussi, d'Actinies.

b) Actinies utilisées

Elles ne représentent naturellement pas la totalité des espèces récoltées le long de nos côtes: notre choix a porté en priorité sur les espèces les plus communes là où se rencontraient les *Aeolidiidae*. Ces Actinies avaient de ce fait le plus de chance de servir de nourriture à nos prédateurs. Naturellement, lorsque l'occasion s'en est présentée, nous n'avons pas manqué de tester d'autres Actinies.
Certaines expériences n'ont pu cependant être réalisées pour des raisons pratiques: absence d'*Aeolidiidae* au moment opportun, rareté ou sporadicité de

(1) Sont englobés sous le vocable "Juvéniles" des individus de petite taille, dont la gonade n'apparaît pas, ou au plus en sombre au travers de la sole pédieuse, ce qui correspond au maximum au tout début de la vitellogenèse.

certaines Anémones de mer: *Aurelia heterocera* (Thompson) 1853, *Aiptasia couchii* (Cocks) 1850, *Diadumene luciae* (Verrill) 1898, *Bunodactis verrucosa* (Pennant) 1777, Actinies abasilaires.
D'autre part notre test n'a porté que sur les Actinies récoltées dans la zone intertidale: il ne peut donc prétendre être exhausif, mais il permettra, éventuellement, de maintenir ces animaux en élevage et donne une première approximation de leur régime alimentaire.

Voici la liste des Actinies testées:

Actinies non acontiaires

Actiniidae	*Actinia equina* Linnaeus 1767
	Anemonia sulcata (Pennant) 1777
	Anthopleura ballii (Cocks) 1850
	Tealia felina (Gosse) 1858

Actinies acontiaires

Sagartiidae	*Sagartia troglodytes decorata* (Price) 1847
	Sagartia elegans miniata (Dalyell) 1848
	Sagartia sp.
	Actinothoe anguicoma (Price) 1847
	Cereus pedunculatus (Pennant) 1777
Metridiidae	*Metridium senile* (Linnaeus) 1767
Diadumenidae	*Diadumene cincta* (Stephenson) 1925
Aiptasiidae	*Aiptasia couchii* (2) (Cocks) 1850
	Aiptasia lacerata planifrons (Dalyell) 1848

c) Protocole expérimental.

Le dispositif expérimental (Fig 1) a déjà été décrit (Delaloi et Tardy, 1975):
Il s'agit d'un bac cloisonné qui reçoit en D' l'eau de mer passant en D au travers d'un filet à plancton fixé sur un cadre. De là, l'eau gagne au travers d'une cloison finement perforée, les compartiments A et B . (Ce dispositif a pour but d'égaliser au mieux les débits d'eau de mer entre A et B). Les compartiments A et B ne communiquent pas directement entre eux, mais avec un compartiment C, chacun par l'intermédiaire d'un orifice circulaire de 2 cm. de diamètre; une crépine évacue l'eau de mer à partir du compartiment C. Cet appareil est mis en fonctionnement dans notre aquarium marin en circuit fermé, constitué de deux compartiments réservoirs totalement séparés, contenant chacun environ 500 litres d'eau. Cette eau est oxygénée et remontée grâce à des exhausteurs à air comprimé dans un petit réservoir,

(2) Observation sur le terrain, et nourriture de quelques espèces au laboratoire sans expérimentation de préférendum.

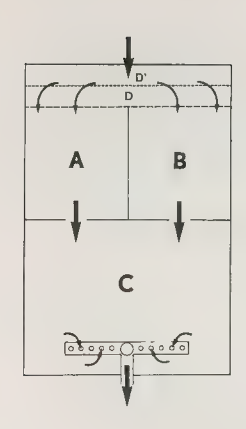


Fig. 1-Schéma du dispositif expérimental mis en oeuvre pour déterminer le préférendum alimentaire. Les flèches indiquent le sens du courant.

d'où elle coule par simple gravité, dans des canalisations pour être distribuée aux différents bacs d'élevage et à notre dispositif expérimental. Au sortir des crépines, l'eau passe sur un filtre de laine de verre et charbon activé d'environ 250 litres de contenance. Une épaisseur de 5 cm. de Maërl recouvre le fond de la cuve réservoir et maintient le pH aux alentours de 8,1 - 8,2.

Chaque compartiment peut bénéficier d'une thermorégulation et d'une photopériode par tubes fluorescents type lumière du jour 12 heures jour - 12 heures nuit, mais selon les cas les températures ont été 16 ou 22° C.

d) Précautions protocolaires.

Les expériences ont été généralement répétées plusieurs fois en inversant la position de la ou des proie (s) dans les bacs B et B'. En outre nous avons pris soin de ne pas offrir d'Actinies blessées ce qui aurait pu fausser les résultats.

D'autre part, même dans ces conditions, le résultat peut être sujet à diverses critiques:

-Si l'attrait pour les deux Actinies testées est assez voisin et que l'un des *Aeolidiidae* testé pénètre et attaque l'Actinie placée en B avant qu'aucun de ses congénères ne passe en B', les émanations de l'Actinie blessée peuvent avoir un pouvoir attractif modifiant le comportement des autres prédateurs.

-Enfin si la proie en question est très petite, elle peut être dévorée totalement en quelques instants et l'expérience peut être également faussée.

C'est pourquoi nous avons habituellement renfermé les Actinies testées dans des boîtes finement perforées, où les *Aeolidiidae* ne pouvaient pénétrer, supprimant les inconvénients énoncés ci-dessus.

e) Limite de signification de nos expériences.

-En ce qui concerne l'acceptation des proies:

Dans la mesure où un Mollusque donné accepte de manger une espèce d'Actinie déterminée, l'interprétation, dans les limites que nous nous sommes fixées, est sans ambiguité. Une réponse négative est beaucoup plus délicate à interpréter: les rapports de forces en présence déterminent en effet bien souvent

l'attitude de l'*Aeolidiidae*, comme nous le verrons plus loin, si bien qu'une Actinie qui n'aura pas été acceptée dans certaines circonstances le sera dans d'autres.

-En ce qui concerne le préférendum:

Ce que nous venons d'énoncer montre avec quelles précautions doivent être maniés les résultats, en particulier en ce qui concerne le préférendum alimentaire: il ne peut, dans ces conditions, être établi un ordre précis de préférence entre chacune des Actinies testées vis à vis de chaque *Aeolidiidae*. Nous avons ainsi été amené à établir cinq niveaux de préférence:

Actinies à préférence marquée;
Actinies proies usuelles;
Actinies de moindre intérêt;
Actinies qui peuvent être utilisées à défaut d'autres proies;
Actinies non acceptées.

2- Cas des larves.

Nos résultats sont très fragmentaires et ne concernent que deux espèces:

Aeolidia papillosa que l'on trouve aussi bien le long des côtes septentrionales du Pacifique du Japon à Vancouver qu'en Mer Blanche et sur les côtes Ouest et Est de l'Atlantique nord. Ses véligères sont planctotrophes. Dans notre région, j'ai pu faire dans le milieu naturel quelques observations sur cette espèce et les discuter (Tardy, 1977) nous y reviendrons plus loin.

Aeolidiella alderi grâce à son développement entièrement benthique, nous permet de maintenir continuellement des élevages au laboratoire; un certain nombre d'expériences ont été réalisées sur le comportement des larves et d'autres sont en cours.

a) Protocole expérimental

Le dispositif expérimental utilisé pour les juvéniles et les adultes ne pouvait être appliqué ou adapté au cas des larves:
En ce qui concerne *Aeolidia papillosa*, seuls 6 individus de taille inférieure à 5 mm ont été récoltés en 15 années.
En ce qui concerne *Aeolidiella alderi*, plusieurs centaines de larves issues d'une même ponte peuvent être réunies, mais leurs dimensions (0,9 mm de long sur 0,07 à 0,2 mm) de diamètre, sont trop faibles pour que l'utilisation d'un dispositif analogue, même miniaturisé, puisse être envisagée.
Les expériences ont été réalisées en milieu fermé, sans aération, (les jeunes larves sont très peu exigeantes de ce point de vue) à raison de 20 larves dans 150 ml. d'eau de mer de salinité S= 34°/₀₀, pH= 8,1 - 8,2 et température comprise entre 20 et 22°, éclairage 12L/12D par tubes fluorescents type lumière du jour. L'eau de mer est renouvelée 2 fois par semaine.

b) Actinies testées

Les Actinies testées ont été les suivantes:
Actinia equina, Cereus pedunculatus, Aiptasia lacerata planifrons, Metridium senile, Diadumene cincta.
Les proies étaient choisies de taille très petite (1 à 3mm de diamètre pour la colonne) et aussi voisines que possible les unes des autres. Une ou plusieurs Actinies de la même espèce étaient offertes à chaque lot. Chaque expérience a été répétée plusieurs fois. Les observations ont été quotidiennes pendant la première semaine, un peu plus espacées ensuite.

RESULTATS GLOBAUX

Ils sont résumés dans le tableau ci-après.

1- Adultes.

La première constatation que l'on peut faire, c'est qu' *Aeolidia papillosa, Aeolidiella glauca, Ae. sanguinea, Ae. alderi* et *Spurilla neapolitana* sont susceptibles de se nourrir d'un grand nombre d'Actinies, acontiaires ou non. Il semble que ce soit les plus grands *Aeolidiidae (Aeolidia papillosa* et *Spurilla neapolitana)* qui sont les plus eclectiques (12 espèces sur 12 testées sont acceptées par *Aeolidia papillosa,* 9 sur 9 par *Spurilla neapolitana*) puis viennent *Aeolidiella sanguinea* (8 sur 8), *Aeolidiella alderi* (6 sur 7), *Aeolidiella glauca* (8 sur 10).
Cerberilla bernadettae n'a pu être testée suffisament, mais son mode de vie fouisseur laisse supposer qu'elledoit s'attaquer outre aux *Cereus pedunculatus* et *Actinothoe anguicoma,* au moins à certaines autres *Sagartiidae* qui s'accrochent elles aussi sur des débris enfouis dans les sédiments meubles (*Sagartia troglodytes decorata, Sagartia elegans miniata*). Cet *Aeolidiidae* est le plus remarquable par la hardiesse de ses attaques très directes et sa voracité: même les gros spécimens d'*Aeolidia papillosa* sont plus circonspects lorsqu'ils cherchent à se nourrir de proies relativement modestes.
Berghia coerulescens et sa proie, *Aiptasia couchii* n'ont plus été retrouvées depuis le rigoureux hiver 1962-63 qui les fit totalement disparaître de notre littoral. Aucune expérience de préférendum n'a pu être pratiquée sur ce Mollusque, mais on peut penser que s'il avait été aussi eclectique que *Spurilla neapolitana* (dont la proie favorite est *Aiptasia couchii*) *Berghia coerulescens,* serait, comme *Spurilla neapolitana,* réapparue le long de nos côtes.
En aquarium, je n'ai vu qu'une seule tentative d'attaque de *Berghia coerulescens* vis à vis d'une espèce d'Actinie différente d'*Aiptasia couchii*: il s'agissait d'une *Anemonia sulcata*; cette tentative s'est soldée par un échec.
Enfin si nous envisageons le cas de *Berghia verrucicornis,* le plus petit de nos *Aeolidiidae,* nous constatons qu'il n'accepte qu'une seule Actinie sur les sept qui lui ont été présentées. Celle ci est d'ailleurs de loin l'Actinie dont la taille maximale est la plus petite parmi celles que nous avons testées. Deux idées semblent se dégager des résultats obtenus chez les adultes:

-L'eclectisme parait plus au moins varier en fonction de la taille des prédateurs.

-La plupart des *Aeolidiidae*, même les plus eclectiques montrent une préférence plus ou moins marquée pour une espèce de proie donnée et six sur sept sont des acontiaires.

Actinias / *Aeolidiidae*	*Actinia equina*	*Tealia felina*	*Anemonia sulcata*	*Anthopleura ballii*	*Metridium senile*	*Sagartia trogl. decor.*	*Sagartia elegans miniat.*	*Actinothoe anguicoma*	*Diadumene cincta*	*Sagartia sp.*	*Cereus pedunculatus*	*Aiptasia lacer. plani.*	*Aiptasia couchii*
Aeolidia pap.	M +++	M +++	M +++	M ++++	M ++	M +++	M +++	M +++	M ++	M +++	M ++	M +	-
Aeolidiella glauca	O	-	M +	O	M +	M ++	M ++	M +++	M +++	M ++++	M ++	-	-
Ae. sang.	M ++	-	-	-	-	M ++	M +++	M +	M +++	M +++	M ++	-	M -
Ae. alderi	O	-	O	-	M +++	M +++	-	M +++	M ++	M -	M +++	M -	-
Spuril neap.	M -	M ++	M ++	M ++	M +++	-	-	M +	M ++	-	M +++	-	**P** -
Berghia coerul	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	**P** -
Berghia verruc	-	-	O	-	O	-	O	O	O	-	O	M ++++	-
Cerber bernad	-	-	-	-	-	-	-	M ++	-	-	M ++	-	-
Aeolidia pap.	O	-	O	M +	M +	M +++	-	M ++++	-	-	M ++	-	-
Ae. glauca	-	-	-	-	M ++	M ++	-	M ++++	M +++	M ++++	M ++	-	-
Ae. sang.	-	-	-	-	M ++	M +++	-	M +++	++	+++	-	-	-
Ae. alderi	O	-	-	-	M +	-	-	M ++	M -	-	M ++++	-	-
Aeolidia pap.	-	-	-	-	-	-	-	p	-	-	M	-	-
Ae. alderi	O	-	-	-	M	-	-	-	O	-	p	O	-

Résultats des expériences de préférendum

pour les adultes( ) lesjuvéniles( ) et les larves(▶).

++++ préférence marquée

+++ proies usuelles

++ moindre intérêt

\+ peuvent être utilisées à défaut d'autres proies

P préférendum observé dans la nature pour les espèces non testées

p préférendum des larves

M = mangent

O = pas acceptées

\- = non testées

2- Juvéniles.

Deux faits sont à souligner lorque l'on compare ces résultats avec ceux obtenus pour les adultes:

a)une certaine réduction du nombre des espèces acceptées (cas d'*Aeolidia papillosa*).

b)un changement au niveau du préférendum pour certains Mollusques testés. C'est ainsi que les juvéniles *Aeolidia papillosa* préfèrent très nettement *Actinothoe* à *Anthopleura ballii*. Il en est de même pour *Aeolidiella glauca* dont les préférences sont ici partagées entre *Actinothoe anguicoma* et *Sagartia sp.*

Par contre, pas plus que chez les adultes, il n'a été possible de déceler un préférendum net chez les juvéniles d'*Aeolidiella sanguinea*; quant aux jeunes *Aeolidiella alderi*, ils montrent toujours comme pour les adultes, une nette préférence pour *Cereus pedunculatus*.

3- Larves.

Les résultats obtenus ici confirment les tendances qui se dessinaient chez les juvéniles:

Les larves d'*Aeolidia papillosa* semblent bien préférer *Actinothoe anguicoma* (5 sur 6 ont été récoltées au pied de cette Anémone).

Le nombre d'Actinies susceptibles de servir de proie à l'*Aeolidiella alderi* semble très restreint: seul *Cereus pedunculatus* permet dans notre région un développement satisfaisant des larves. *Diadumeme cincta*, *Aiptasia lacerata planifrons* ne sont pas aptes, dans nos conditions expérimentales, à assurer la survie des larves. Quant à *Actinia equina*, les larves s'en désintéressent totalement.

Ces premiers résultats seront précisés grâce à des expériences en cours et publiés par ailleurs.

Signalons qu'à Roscoff, l'un de nous (J.Tardy) a pu élever et de façon aussi satisfaisante qu'avec des *Cereus pedunculatus*, des larves d'*Aeolidiella alderi* issues d'une ponte récoltée à l'Ile Callot, avec de très petits exemplaires de *Metridium senile*, ce qui n'a pas pu être réalisé ici.

DISCUSSION

Les données bibliographiques se rapportant au régime alimentaire et au comportement prédateur des *Aeolidiidae* sont extrêmement rares et éparses. Seule à ce jour, *Aeolidia papillosa* a fait l'objet d'études abondantes et approfondies. Les données de la littérature ont été compilées par Thompson (1964), Waters (1978); il faut y rajouter les travaux d'Edmunds et coll. (1974), de Harris (1971).

Waters (1973) et Edmunds et coll.(1974) au terme de leurs études arrivent aux mêmes conclusions: *Aeolidia papillosa* préfère les Actinies dépourvues d'aconties. Si nos résultats ne sont pas en contradition avec les leurs, en ce qui concerne les adultes, il n'en est pas de même pour les

juvéniles et les larves qui préfèrent nettement une Acontiaire. A ce stade, ils paraissent même incapables de se nourrir d'*Anemonia sulcata* où d'*Actinia equina*.

L'ensemble de nos résultats montre qu'au contraire, les *Aeolidiidae* dans l'ensemble préfèrent les Actinies acontiaires. Il est probable, comme l'indique Waters (1973) que le préférendum soit génétiquement déterminé; en effet, les jeunes larves d'*Aeolidiella alderi* mises en présence de très petites *Actinia equina* meurent de faim sans jamais esquisser la moindre attaque, alors qu'elles chercheront à se nourrir d'Actinies acontiaires qui les tueront de leurs filaments défensifs.

Il est évident que le "rapport de force" prédateur-proie joue un grand rôle dans l'issue de ces confrontations. Ce rapport doit tenir compte entre autre de la taille réciproque des protagonistes, de leur état physiologique, des défenses et de la position stratégique de l'Actinie, du nombre des prédateurs. Ainsi nous avons pu observer l'importance de ces conditions dans de nombreux cas dont trois ont été rapportés (Tardy, 1977). Nos études en cours montrent qu'au niveau des larves le problème du "rapport de force" est beaucoup plus aigu. Notons au passage l'aspect subjectif que revêt cette notion et la difficulté qu'il y a, à distinguer l'importance de ces divers composants puisqu'ils ne peuvent être étudiés séparemment.

CONCLUSION

Malgré les difficultés d'appréciation inhérentes à ce type d'étude, un certain nombre de faits ont pu être dégagés:

1- Le régime alimentaire et le préférendum de 6 espèces d'*Aeolidiidae* les plus connues ont été établis; quelques données ont été réunies pour les deux autres (*Berghia coerulescens* et *Cerberilla bernadettae*).

2- Les *Aeolidiidae* sont généralement eclectiques exception faite de *Berghia verrucicornis* dont la nourriture est spécifique et peut être de *Berghia coerulescens*.

3- L'éventail des espèces d'Anémones susceptibles de servir de proie s'élargit au fur et à mesure que le Mollusque grandit et le préférendum peut varier avec l'âge des individus.

4- Ce sont les Actinies acontiaires qui, malgré leurs défenses sont les proies de base des *Aeolidiidae*: les préférences qui ont été établies au niveau des juvéniles et des larves, nous semblent, à ce titre, très significatives.

5- Le"rapport de force" prédateur-proie joue un grand rôle dans l'issue des confrontations, plus particulièrement pour les juvéniles et les larves au début de leur vie prédatrice, phase la plus délicate de leur exintence.

Des expériences en cours devraient nous permettre de mieux appréhender ces problèmes.

PRINCIPALES REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

Pour les travaux antérieurs à 1973 se reporter à l'étude de:
WATERS V.L., 1973 - Food-preference of the Nudibranch *Aeolidia papillosa*, and the effect of the defences of the prey on predation, *Veliger*, *15* (3), p. 174-192.

y rajouter:
BOUCHET P., TARDY J., 1976 - Faunistique et biogéographie des Nudibranches des côtes françaises de l'Atlantique et de la Manche, *Ann. Inst. océanogr.*, *52* (2), p. 205-213.

DELALOI B., TARDY J., 1977 - Régime alimentaire et éthologie prédatrice de *Berthella plumula* (Montagu, 1803), Mollusque Nudibranche, *Haliotis*, *6*, p. 273-280.

EDMUNDS M., POTTS G.W., SWINFEN R.C. et WATERS V.L., 1974 - The feeding preferences of *Aeolidia papillosa* (L.) (Mollusca, Nudibranchia), *J. mar. biol. Ass. U.K.*, *54*, p. 939-947.

HARRIS L.G., 1975 - A comparison of East and West Coast populations of a Nudibranch-Anemone association with emphasis on foraging strategies and the influence of environmental stability, *Biological productivity and biochemistry of the world's Oceans*, J.D. Coslow edit.

HECHT E., 1895 - Contribution à l'étude des Nudibranches, *Mem. Soc. Zool.*, *8*, p. 539-711.

STEPHENSON T.A., 1935 - The British Sea Anemones, *Ray Society London*, I. : 148p. et II : 426p.

TARDY J., 1962 - A propos des espèces de *Berghia* des côtes de France et de leur biologie, *Bull. Inst. océanogr., Monaco*, *59* (1255) :1-20.

TARDY J., 1964 - Comportement prédateur d'*Aeolidiella alderi* (Mollusque Nudibranche), *C.R. Acad. Sci.*, *258*.

TARDY J., 1965 - Description et biologie de *Cerberilla bernadetti*, espèce nouvelle de Gastéropode Nudibranche de la côte atlantique française. Discussion sur la position systématique du genre. *Bull. Inst. océanogr., Monaco*, *65* (1349), p.1-22.

TARDY J., 1969 - Etude systématique et biologique sur trois espèces d'Aeolidielles des côtes européennes (Gastéropodes, Nudibranches), *Bull. Inst. Océanogr.*, *68* (1389), p.1-40.

TARDY J., 1977 - Contribution à la connaissance de la biologie des Nudibranches: développement et métamorphoses; Vie prédatrice: II Les premiers stades benthiques d'*Aeolidia papillosa* (Linne) (Mollusque Nudibranche), *Haliotis*, *6*, p. 255-259.

THOMPSON T.E., 1964 - Grazing and the life cycles of British Nudibranchs, *Brit. Ecol. Soc. Symp. 4.* (Grazing in terrestrial and marine environments), *D.J. Crisp édit.*, Oxford: Blackwell, p.273-297.

VISUAL PREDATION AND THE CO-EVOLUTION OF NUDIBRANCH ASSOCIATIONS

L.G. HARRIS

Zoology Department
University of New Hampshire - Durham, New Hampshire 03824

A recent paper by Jackson (1977, American Naturalist, III : 743-767) has suggested that colonial animals such as sponges, hydroids, ectoprocts and tunicates that occupy fouling communities are relatively free of predators and that competition for space is the primary biological selective force influencing the evolution of these groups. There is, however, a rich diversity of predators specializing on colonial invertebrates, including polyclad flatworms, prosobranchs and opisthobranchs, particularly the dorid nudibranchs. It is proposed that this contradiction is valid ; the key is that colonial invertebrates occupy four subhabitats, while the majority of their specialized predators are limited to one of these. The subhabitats are 1) boring in calcium substrates, 2) exposed upper surfaces, 3) open fouling (vertical and undercut) surfaces and the 4) interstices of coral colonies and under hard substrates. Specialized predators on colonial organisms are primarily limited to the fourth subhabitat where species are free of visual predators. It is postulated that predation pressure by small-mouthed, visual pickers such as wrasses have suppressed the co-evolution of specialized predators associated with colonial species adapting to live in exposed habitats (two and three).

The selective force has been predation on the young stages where the combined defensive mechanisms of noxious chemical secretions and bold color pattern are not concentrated or conspicuous enough to cause avoidance conditioning in the visual predators. Evidence supporting this hypotheses is presented and discussed.

PRINCIPALES CARACTERISTIQUES BIOLOGIQUES ET ECOPHYSIOLOGIQUES DES *LITTORINIDAE* ARMORICAINS (MOLLUSQUES GASTEROPODES PROSOBRANCHES)

par

Jacques DAGUZAN

Laboratoire de Zoologie Générale et d'Ecophysiologie,
Faculté des Sciences Biologiques, Université de RENNES
Avenue du Général Leclerc - Campus de Beaulieu
35042 RENNES-Cedex

ABSTRACT : PRINCIPAL BIOLOGICAL AND ECOPHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF ARMORICAIN *LITTORINIDAE* (PROSOBRANCHS GASTROPODS MOLLUSCS).

Littorinidae constitue a remarkable exemple of family regrouping species purely marine to species adapted to terrestrial life. The passage from one environment to the other is accomplished by morphological, anatomical and physiological adaptations. *Littorina saxatilis* (Olivi), *L. littorea* (L.) and *L. littoralis* (L.) may be considered as amphibian species whereas *L. neritoides* (L.) almost completely liberated from the aquatic environment, depending only periodically on it, may be called sub-terrestrial species.

RESUME : PRINCIPALES CARACTERISTIQUES BIOLOGIQUES ET ECOPHYSIOLOGIQUES DES *LITTORINIDAE* ARMORICAINS (MOLLUSQUES GASTEROPODES PROSOBRANCHES).

Les *Littorinidae* constituent l'exemple remarquable d'une famille regroupant des espèces franchement marines jusqu'à des espèces adaptées à la vie terrestre. Ce passage d'un milieu à l'autre se caractérise par des adaptations à la fois morphologiques, anatomiques et physiologiques. *Littorina saxatilis* (Olivi), *L. littorea* (L.) et *L. littoralis* (L.) doivent être considérés comme des espèces amphibiotiques, tandis que *L. neritoides* (L.) affranchi presque totalement du milieu aquatique marin dont il ne dépend que périodiquement, peut-être admis comme sub-terrestre.

Sur les côtes armoricaines, les Littorines sont représentées par quatre espèces principales : *Littorina neritoides* (Linné, 1763), *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792), *Littorina littorea* (Linné, 1767) et *Littorina littoralis* (Linné, 1767). De plus, certaines espèces telles que *L. littoralis* et *L. saxatilis* présentent diverses sous-espèces ou variétés, en particulier *L. saxatilis* subsp. *rudis* (Maton, 1838).

La famille des *Littorinidae* est très intéressante au point de vue de la phylogénie des Mollusques Gastéropodes, par ses adaptations, plus ou moins importantes, à la vie terrestre.

Nous nous sommes donc proposé d'étudier la biologie et l'écologie des Littorines de la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan) et, en particulier, d'effectuer des recherches écophysiologiques relatives aux problèmes de l'eau et de leur excrétion azotée (DAGUZAN, 1975). Parmi les résultats obtenus, nous n'exposerons ici très brièvement que ceux qui nous paraissent les plus originaux.

ECOLOGIE.

Les différentes espèces de Littorines présentent une zonation écologique très nette qui varie avec le mode. On trouve ainsi de haut en bas du rocher : *Littorina neritoides*, *L. saxatilis*, *L. littorea* et *L. littoralis* (Fig. 1). Cependant, plus le mode est abrité et plus la limite inférieure de répartition de *L. littorea* se rapproche de celle de *L. littoralis*. Cette zonation est due à un ensemble de facteurs qu'il est impossible d'envisager séparément et dont les principaux sont : le temps d'exondation, le revêtement algal, la température, l'humidité et le géotropisme (DAGUZAN, 1976).

Enfin, la répartition verticale des Littorines est due au fait que, si au cours de leur immersion, les individus des différentes espèces se trouvent dans le même milieu, l'eau de mer, à marée basse, chaque espèce ne peut occuper qu'un horizon cotidal donné, correspondant aux conditions optimales et aux variations possibles de température, d'humidité et de résistance à la dessiccation de chacune d'elles.

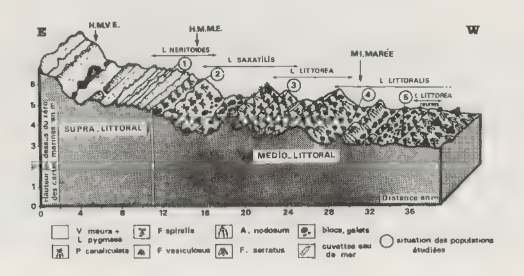


Fig. 1 - Bloc diagramme du transect étudié pour l'écologie des *Littorinidae* (mode semi-battu)

L'espèce supra-littorale *Littorina neritoides* n'est immergée qu'au cours des marées de vive-eau qui surviennent deux fois par mois et durant un temps restreint. Quant aux trois autres espèces, elles sont recouvertes par l'eau de mer, à chaque marée haute, quel que soit le coefficient de marée, mais présentent des variations importantes de leurs durées d'émersion et d'immersion (Tableau 1).

Pour lutter contre la dessiccation à marée basse, quand les conditions deviennent défavorables, les divers individus s'abritent plus ou moins parmi les algues, dans les lithoclases et sous les galets, se rétractent dans leur coquille, ferment leur opercule et entrent dans un état de vie ralentie ou quiescence leur permettant de survivre. Les jeunes individus sont plus sensibles aux variations de température et d'humidité que les adultes et exigent, pour cette raison, des conditions hygrothermiques plus strictes. Les oscillations de la marée se traduisent ainsi dans leur résultante biologique par une alternance régulière d'activité et d'inactivité des Littorines.

Tableau I
Durées moyennes de l'émersion et de l'immersion des Littorines pour une marée de coefficient 90 (mode semi-battu).

Espèces	Durée de l'émersion	Durée de l'immersion
Littorina neritoides	10h10mn	2h15mn
Littorina saxatilis	8h45mn	3h45mn
Littorina littorea	7h15mn	5h15mn
Littorina littoralis	5h15mn	7h15mn

Enfin, *Littorina littorea* montre au début de son exondation une distribution spatiale dite au hasard. Dès que les conditions du milieu deviennent défavorables, les bigorneaux se regroupent par petites populations sous les Fucus, les galets et les blocs, le mode de distribution spatiale passant alors au type en agrégats. De plus, *L. neritoides* montre le même phénomène. Par contre, quelle que soit la phase de la marée immersion ou émersion, les divers individus de *Littorina littoralis* et *L. saxatilis* présentent un mode de distribution de type en agrégats. Ce type de distribution est probablement lié au mode de reproduction de ces espèces.

NUTRITION.

L'espèce supra-littorale *Littorina neritoides* est lichénophage et se nourrit essentiellement de *Lichina confinis* Agardh et de *Lichina pygmaea* Lightf. Par contre, les espèces médio-littorales, *L. saxatilis*, *L. littorea* et *L. littoralis* sont algivores, s'alimentant de Diatomées, Chlorophycées (*Ulva sp.*, *Enteromorpha sp.*) et Phéophycées (*Pelvetia canaliculata* (L.), *Fucus spiralis* (L.), *Ascophyllum nodosum* (L.), *Fucus vesiculosus* L., *Fucus serratus*(L.))

RESPIRATION.

La respiration est de type branchial chez les diverses espèces de Littorines, mais chez *L. neritoides*, en plus, le plafond de la chambre palléale, richement vascularisé, rappelle de très près les structures du "poumon" des vrais Prosobranches terrestres.

REPRODUCTION.

Tout d'abord l'égalité numérique des sexes (S.R. ♂/♀ = 1 : 1) est réalisée chez les Littorines médio-littorales : *L. saxatilis*, *L. littorea* et *et L. littoralis* (Tableau II). Seul *L. neritoides* présente une sex-ratio favorable aux femelles (S.R. ♂/♀ = 1 : 2), ce qui permet d'isoler cette espèce des autres et de la rapprocher des Prosobranches terrestres (Tableau III).

Littorina neritoides et *L. littorea*, espèces ovipares à capsules ovigères pélagiques sont très proches l'une de l'autre. Elles présentent une période de ponte bien définie dans leur cycle annuel (*L. neritoides :* novembre à mai ; *L. littorea :* octobre à avril). De plus, les jeunes s'installent à un niveau inférieur, puis effectuent une migration plus ou moins importante pour rejoindre le biotope des adultes (*L. neritoides :* quelques décimètres ; *L. littorea :* 30 à 40 m).

Par contre, *L. saxatilis* et *L. littoralis*, respectivement vivipare et ovipare à ponte fixée sur les Fucacées, sont capables de pondre toute l'année et ne présentent pas de migration des jeunes.

Tableau II

Evolution de la sex-ratio chez une espèce de Littorine médio-littorale : *Littorina littorea* (L.) (mode semi-battu - *Fucus spiralis*), du 17.9.70 au 21.10.71.

Mois	% ♂	% ♀	Mois	% ♂	% ♀
Septembre 1970	48,6	51,4	Avril 1971	44,2	55,8
Octobre	49,0	51,4	Mai	59,0	41,0
Novembre	49,0	51,0	Juin	53,8	46,2
Décembre	52,6	47,4	Juillet	37,5	62,5
Janvier 1971	55,0	45,0	Août	49,2	50,8
Février	50,0	50,0	Septembre	65,6	34,4
Mars	47,4	52,6	Octobre	38,7	61,3

Moyenne % ♂ ± Sm = 49,9 ± 2,0 (1)

Tableau III

Evolution de la sex-ratio chez une espèce de Littorine supra-littorale : *Littorina neritoides* (L.) (mode semi-battu - niveau inférieur des Lichens), du 20.12.71 au 10.1.73.

Mois	% ♂	% ♀	Mois	% ♂	% ♀
Décembre 1971	30,0	70,0	Juillet 1972	37,8	62,2
Janvier 1972	35,2	64,8	Août	35,1	64,9
Février	29,5	70,5	Septembre	27,8	72,2
Mars	30,2	69,8	Octobre	36,2	63,8
Avril	33,9	66,1	Novembre	35,7	64,3
Mai	29,8	70,2	Décembre	36,5	63,5
Juin	37,2	62,8	Janvier 1973	23,7	76,3

Moyenne % ♂ ± Sm = 32,8 ± 1,0 %

Enfin, comme LE BRETON (1970), nous constatons que chez *Littorina nittorea* et seulement chez cette espèce, après la période de reproduction (octobre à avril), le pénis ne régresse pas, mais tombe par nécrose de la région d'insertion sur la partie latérale du cou (mai, juillet), puis repousse en mettant près de 6 mois pour atteindre sa taille maximale (Fig.2)

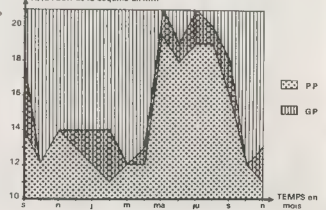


Fig. 2 - Evolution du pénis chez *Littorina littorea* (L.) adulte mâle, au cours de la période du 19.9.70 au 18.11.71 (mode semi-battu - *Fucus spiralis*).

(1) Dans ce cas : $Sm = \sqrt{\frac{90 - (1-q_o)}{n}}$ où n est l'effectif de la population et q_o le nombre de mâles par rapport à l'effectif de la population.

CROISSANCE ET LONGEVITE.

Grâce à l'utilisation de la loi d'allométrie simple d'HUXLEY et de TEISSIER (1936), il est possible de montrer d'une part, qu'il existe une très bonne corrélation entre la hauteur de la coquille et le diamètre de l'ouverture du péristome chez les *Littorinidae* armoricains et d'autre part qu'on peut différencier, chez ces espèces, les divers stades de maturité sexuelle et le sexe, à partir de critères morphométriques simples. De plus, la croissance relative de la hauteur de la coquille par rapport au diamètre de l'ouverture est différente chez les jeunes et les adultes pour les espèces ovipares (*L. neritoides*, *L. littorea*, *L. littoralis*) alors qu'elle ne l'est pas chez *L. saxatilis* qui est ovovivipare.

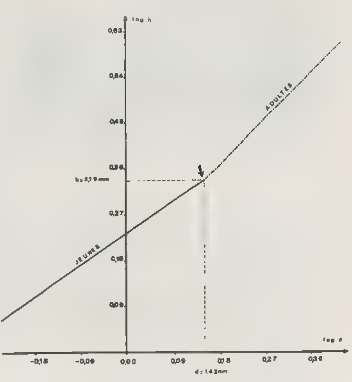
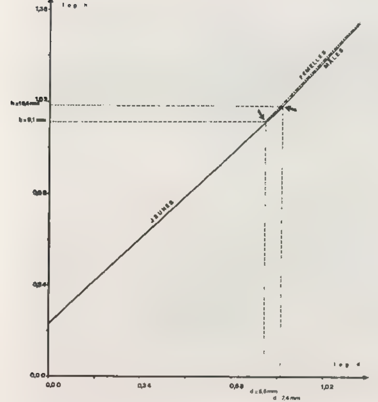


Fig. 3 - Croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) selon l'état de maturité sexuelle chez *Littorina neritoides* (L.) (coordonnées logarithmiques).



Littorina neritoides, espèce supra-littorale, ne présente pas de dimorphisme sexuel au niveau de la taille de la coquille (Fig. 3), tandis que les autres espèces médio-littorales montrent toujours une différence de croissance relative très nette entre mâles et femelles, les femelles se différenciant sexuellement toujours avant les mâles (Fig. 4). (DAGUZAN, 1976).

Fig. 4 - Croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D), selon l'état de maturité sexuelle chez une espèce médio-littorale : *Littorina littorea* (L.) (coordonnées logarithmiques).

La croissance absolue, étudiée en utilisant le modèle mathématique de VON BERTALANFFY (1938) (1), montre qu'elle est plus importante chez les espèces inféodées aux niveaux supérieurs de la zone intertidale (*L. neritoides* et *L. saxatilis*) que chez les espèces qui vivent plus bas (*L. littorea* et *L. littoralis*) (DAGUZAN, 1976) (Tableau IV).

Tableau IV

Principaux paramètres concernant la croissance des *Littorinidae* étudiés, à Penvins et en mode semi-battu.

Espèces	h_{∞} en mm	K	Longévité
L. neritoides	7,6	0,05	3 ans
L. saxatilis	18,6	0,05	5 ans
L. littorea	26,3	0,03	5 ans
L. littoralis	18,7	0,04	4 ans

Enfin, la longévité est nettement moins importante chez *Littorina neritoides* (3ans), espèce supra-littorale, que chez les autres Littorines (4 à 5 ans (Fig. 5).

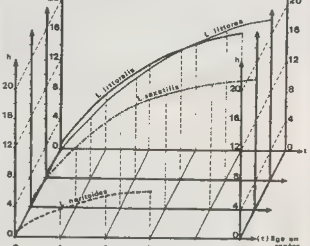


Fig. 5 - Croissance et longévité des Littorines, à Penvins (Morbihan) en mode semi-battu.

PROBLEME DE L'EAU.

Les diverses espèces de Littorines subissent, au cours de leur exondation, une déshydratation plus ou moins importante qui ne dépend pas uniquement du niveau cotidal qu'elles occupent, mais également de la nature de leur habitat (Tableau V).

Ainsi, *L. neritoides* et *L. littoralis* se distinguent facilement des autres, par la faible déshydratation qu'elles subissent au cours de leur exondation, l'une pouvant être considérée comme espèce sub-terrestre et l'autre comme espèce franchement marine. Par contre, *L. saxatilis* et *L. littorea* supportent, à marée basse, les variations hydriques les plus importantes.

Tableau V

Pertes d'eau au cours de l'exondation chez les Littorines.

Espèces	Perte d'eau en % du poids initial	% d'eau perdue par heure d'exondation
Littorina neritoides	4-6	0,39-0,58
Littorina saxatilis	5-8	0,57-0,91
Littorina littorea	4-10	0,55-1,38
Littorina littoralis	2-4	0,38-0,76

(1) L'équation de la croissance de Von BERTALANFFY est de la forme :

$$h_T = h\infty \left[1-e^{-K(t - t_0)} \right]$$

Enfin, la teneur en eau des tissus des Littorines varie, à marée basse, en fonction du cycle de la marée, de la saison et des conditions hygrothermiques du milieu ; elle est toujours plus élevée à marée haute qu'à marée basse et plus importante chez les jeunes que chez les adultes (Fig. 6).

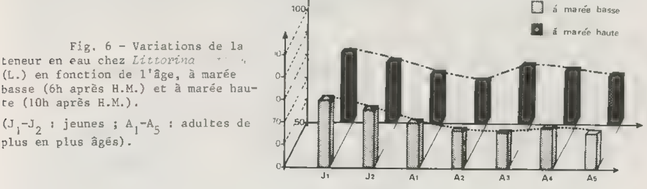


Fig. 6 - Variations de la teneur en eau chez *Littorina* [illegible] (L.) en fonction de l'âge, à marée basse (6h après H.M.) et à marée haute (10h après H.M.).
(J_1-J_2 : jeunes ; A_1-A_5 : adultes de plus en plus âgés).

EXCRETION AZOTEE.

Pour de nombreux auteurs, le catabolisme nucléique présente une séquence complète, aboutissant à la formation d'ammoniaque, chez les êtres primitifs. La dégradation de l'acide urique ou uricolyse aboutit à l'ammoniaque en passant par l'allantoïne, l'acide allantoïque, l'urée et l'acide glyoxylique, et qui comprend l'action successive des enzymes : uricase, allantoïnase, allantoïcase et uréase (Tableau VI).

Tableau VI
Schéma général de la chaîne de l'uricolyse.

Catabolites azotés	Enzymes
Acide urique ↓	
Allantoïne ↓	Uricase
Acide allantoïque ↓	Allantoïnase
Urée + Acide glyoxylique	Allantoïcase
Ammoniaque	Uréase

Les recherches effectuées jusqu'à présent sur les *Littorinidae* ont toujours été entreprises sur des animaux prélevés à marée basse, et à propos desquels la littérature ne donne que des renseignements très fragmentaires ou très rares sur leur écologie et sur leur biologie. Devant la pénurie d'observations sur ce sujet, nous nous sommes proposé de rechercher sur les quatre principales espèces de Littorines de nos côtes, les modalités et les variations éventuelles de l'excrétion azotée en fonction des facteurs abiotiques et biotiques (DAGUZAN, 1975).

A la suite de nos recherches, on constate que toutes les enzymes de l'uricolyse existent chez *L. saxatilis*, *L. littorea* et *L. littoralis* ; l'uricase et l'uréase sont très actives tandis que l'allantoïnase et l'allantoïcase ont des niveaux d'activité très faible. Par contre, chez *L. neritoides*, la chaîne enzymatique uricolytique est incomplète, l'allantoïnase étant absente.

Ces enzymes,plus ou moins actives à marée haute, le deviennent moins ou même s'inactivent durant l'exondation et ne redeviennent très actives et fonctionnelles qu'au moment où l'eau de mer atteint de nouveau les individus, au cours de la marée montante (DAGUZAN, 1971) (Fig. 7).

De plus, les diverses enzymes de l'uricolyse présentent toutes un cycle annuel, avec un maximum d'activité au printemps et des variations plus ou moins importantes selon l'âge des individus.

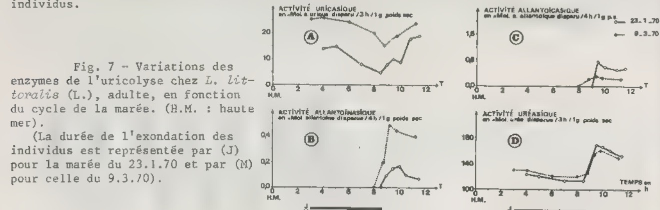


Fig. 7 - Variations des enzymes de l'uricolyse chez *L. littoralis* (L.), adulte, en fonction du cycle de la marée. (H.M. : haute mer).

(La durée de l'exondation des individus est représentée par (J) pour la marée du 23.1.70 et par (M) pour celle du 9.3.70).

Tous les catabolites azotés formant les divers maillons de la chaîne de l'uricolyse existent chez *L. saxatilis*, *L. littorea* et *L. littoralis*, le plus important étant l'acide urique ; par contre, chez *L. neritoides*, seuls l'acide urique, l'urée et l'ammoniaque peuvent être mis en évidence. Au cours de l'exondation, quelle que soit l'espèce considérée, il y a rejet surtout d'acide urique et d'un peu d'urée ; cependant chez *L. littoralis* un peu d'ammoniaque est aussi éliminée. Au cours de leur immersion, les individus excrètent tous beaucoup plus d'acide urique, de l'urée et pour les espèces médio-littorales, un peu d'allantoïne, d'acide allantoïque et d'ammoniaque.

De plus, chez toutes les espèces, l'acide urique semble être stocké partiellement, à marée basse, par les adultes, alors qu'il ne l'est pas chez les jeunes ; l'ammoniaque est rejetée en totalité par les individus les plus jeunes et stockée plus ou moins chez les individus âgés (DAGUZAN et RAZET, 1972) (Fig. 8).

Enfin, les diverses espèces de Littorines montrent un type d'excrétion qui varie avant tout en fonction de la marée, mais qui est lié, non au cycle de la marée elle-même, mais à l'absence ou à la présence de l'eau de mer. Tout se passe comme si les individus présentaient une excrétion de type terrestre au cours de leur exondation et de type aquatique durant leur immersion (DAGUZAN et RAZET, 1971).

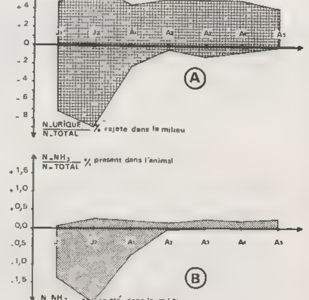


Fig. 8 - Variations des bilans de l'excrétion azotée urique et ammoniacale chez *Littorina littorea* (L.), en fonction de l'âge et à marée basse (6h après H.M.).

CONCLUSION.

A la suite de ces recherches, il est possible d'affirmer que les *Littorinidae* armoricains constituent un exemple remarquable d'adaptation à la vie terrestre. Le passage du milieu aquatique marin initial au milieu terrestre se caractérise par des adaptations à la fois morphologiques, anatomiques et physiologiques (Tableau VII).

Tableau VII

Principales caractéristiques des *Littorinidae* de la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan)

Principaux caractères	*L. neritoides*	*L. saxatilis*	*L. littorea*	*L. littoralis*
Habitat	Zone lichens	*Pelvetia canaliculata*	*Fucus spiralis*	*Fucus vesiculosus* +*Ascophyl. nodosum*
Croissance relative différente entre jeunes et adultes	Oui	Non	Oui	Non
Constante de croissance K	[illegible]	0,05	0,03	0,04
Dimorphisme sexuel de taille de la coquille	Non	Oui	Oui	Oui
Longévité	3 ans	5 ans	5 ans	4 ans
Nutrition	[illegible]	algivore	algivore	algivore
Respiration	branchiale + " poumon "	branchiale	branchiale	branchiale
Sex-ratio S.R.♂/♀	-			1
Reproduction	ovipare à capsules ovigères pélagiques	vivipare	ovipare à capsules ovigères pélagiques	ovipare à ponte fixée
Période de ponte	Nov. à Mai	toute l'année	Oct. à Avril	toute l'année
Migration des jeunes vers le biotope des adultes	Oui	Non	Oui	Non
% d'eau perdue / heure au cours de l'exondation	0,39-0,58	0,57- 0,91	0,55-1,38	0,38-0,76
Chaîne enzymatique de l'uricolyse	incomplète	complète	complète	complète
Catabolites azotés excrétés : émersion	Ac. urique + Urée	Ac. urique + Urée	Ac. urique + Urée	Ac. urique + Urée + NH_3
immersion	Ac. urique + Urée	Ac. urique + Ac.all. + Urée + NH_3	Ac. urique + All. + NH_3	Ac.urique + All. + Ac. all. + Urée + NH_3
Acide urique excrété en mg/g poids sec / animal /heure : émersion	6,38	0,99	0,94	2,27
immersion	12,19	2,57	1,30	3,28

Ainsi, la théorie de NEEDHAM (1935) ne se trouve que très partiellement vérifiée car l'excrétion ne dépend pas uniquement du niveau cotidal qu'occupe l'animal. Chez les *Littorinidae*, l'excrétion azotée varie qualitativement et quantitativement surtout en fonction du cycle de la marée et de la teneur en eau des tissus des individus. De plus, certains facteurs abiotiques (durée d'exondation, cycle saisonnier, nature de l'habitat) ou biotique (âge, sexe) peuvent entraîner des modifications plus ou moins importantes. De plus, des recherches

récentes effectuées chez les principales espèces de *Trochidae* armoricains qui, comme les *Littorinidae*, présente une zonation écologique très nette, montrent que chez ces Prosobranches, la chaîne enzymatique uricolytique est toujours incomplète (DAGUZAN, 1978).

Ainsi, il convient d'être très prudent dans l'interprétation et la généralisation des phénomènes enregistrés, relatifs à l'excrétion azotée des Gastéropodes Prosobranches marins.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

DAGUZAN, J., 1971 - Contribution à l'étude de l'excrétion azotée chez *Littorina littorea* (L.) adulte (Mollusque Mésogastéropode *Littorinidae*). *Arch. Sci. Physiol.*, 25, n°3,293-302.

DAGUZAN, J., 1975 - Contribution à l'écologie des *Littorinidae* (Mollusques Gastéropodes Prosobranches) ; recherches écophysiologiques chez quatre espèces : *Littorina neritoides* (L.), *Littorina saxatilis* (Olivi), *Littorina littorea* (L.) et *Littorina littoralis* (L.) Thèse Doct.ès-Sc. Nat. , RENNES.

DAGUZAN, J., 1976 - Analyse biométrique du dimorphisme sexuel chez quelques *Littorinidae* (Mollusques Gastéropodes Prosobranches). *Haliotis*, 6, 17-40.

D UZAN, J., 1976 - Contribution à la croissance et à la longévité de quelques *Littorinidae* (Mollusques Gastéropodes Procobranches). *Arch. exp. gén.*, 117, n)1, 57-80.

IAGUZAN, J., 1976 - Contribution à l'écologie des *Littorinidae* (Mollusques Gastéropodes Prosobranches). I. *Littorina neritoides* (L.) et *Littorina saxatilis* (Olivi). *Cah. Biol. mar., Fr.*, 17, n°2, 213-236.

DAGUZAN, J., 1976 - Contribution à l'écologie des *Littorinidae* (Mollusques Gastéropodes Prosobranches). II. *Littorina littorea* (L.) et *Littorina littoralis* (L.). *Cah. Biol. mar.*, Fr., 17, n°3, 275-295.

DAGUZAN, J., 1978 - Contribution à l'étude de l'excrétion azotée chez les *Trochidae* intertidaux armoricains (Mollusques Gastéropodes Prosobranches). *Ann. Nutr. Alim.*, (sous-presse).

DAGUZAN, J., et RAZET, P.,1971 - Les éléments terminaux du catabolisme azoté et leurs variations en fonction de la marée chez *Littorina littorea* (L.) (Mollusque Mesogastéropo- *Littorinidae*). *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 272, 2800-2803.

DAGUZAN, J., et RAZET, P., 1972 - Relation entre l'excrétion azotée, la marée et l'âge chez *Littorina littorea* (L.) (Mollusque Mésogastéropode *Littorinidae*). *Arch. Sci. Physiol.* 26, n°4, 401-413.

HUXLEY,J.S.,et TEISSIER, G., 1936 - Terminologie et notation dans la description de la croissance relative. *C. R. Soc. Biol.*, 121, 934-936.

LE BRETON, J., 1970 - Evolution et chute du pénis, étude de l'influence du jeûne, chez *Littorina littorea* (L.), Mollusque Gastéropode Prosobranche.*C. R. Acad. Sc.*, Paris, 271, 534-536.

NEEDHAM, J., 1935 - Problems of nitrogen catabolism in Invertebrates. II. Correlation between uricotelis metabolism and habitat in the phylum Molluska. *Biochem. J.*, 29, 238-251.

VON BERTALANFFY, L., 1938 - A quantitative theory of aorganic growth. *Hum. Biol.*, 10, n°2, 181-213.

COMPARATIVE STUDIES OF THE GASTROPOD, POLINICES ALDERI FROM MEDITERRANEAN AND NORTH ATLANTIC POPULATIONS

by

Alan D. ANSELL* and Ann-Marie MACE**

* Dunstaffnage Marine Research Laboratory, OBAN, SCOTLAND.

** Station Marine d'Endoume, 13007 MARSEILLE.

RESUME : ETUDES COMPARATIVE DU GASTROPOD POLINICES ALDERI PROVENANT DE POPULATIONS MEDITERRANEENNES ET NORD-ATLANTIQUE.

Les aspects de l'alimentation, croissance et production d'oeufs de *Polinices alderi* mediterraneenne et d'Atlantique Nord ont ete etudies au moyen d'elevages en laboratoire a Marseille (Provence, France) et Oban (Ecosse). En elevage, les taux de croissance individuels montrent de larges variations, similaires a celles existant pour les tailles maximales atteintes par les differents individus. Le taux d'alimentation est affecte par la temperature et la condition physiologique du predateur, augmentant apres un manque de nourriture et pendant la gametogenese. La consommation de nourriture est determinee par le taux d'alimentation et par l'espece des proies, leur distribution de taille et leur condition. Les *N. alderi* mediterraneennes semblent atteindre une taille maximale plus petite que celles des eaux du Nord, et des experiences futures sont destinees a montrer si la difference est determinee par la genetique ou l'alimentation.

ABSTRACT :

Aspects of feeding, growth and egg production for Mediterranean and North Atlantic *N. alderi* have been investigated in laboratory cultures in Marseille (Provence, France) and Oban (Scotland). In culture, growth rates show wide individual variation and there is a similarly wide variation in the maximum size reached by individuals; feeding rate is affected by temperature, and by the physiological condition of the predator, increasing after food deprivation, and during gametogenesis. Food consumption is determined by feeding rate and by the species of prey, its size distribution and condition. Mediterranean *N. alderi* appear to grow to a smaller maximum size than those from Northern waters and future experiments are designed to show whether the difference is genetically or nutrionally determined.

INTRODUCTION :

The Station Marine d'Endoume (Provence, France) and the Dunstaffnage Marine Research Laboratory (Oban, Scotland) are collaborating in an experimental study of some effects of temperature on the biology of molluscs from sandy sediments of the European Mediterranean and Atlantic coasts. The studies include determinations of the extreme limits of thermal tolerance, the upper temperature limits at which normal activities, such as the burrowing response, are retained, and the evaluation of effects of variation in temperature below these limits on aspects of the reproductive biology and energetics of a number of common species of bivalves and gastropods.

One part of this programme involves a study of the predator/prey relationship between gastropods of the family Naticidae and their bivalve prey. Naticid gastropods are common predators of bivalves in sandy sediments, of both the Mediterranean and Atlantic Seas, although the number of species is greater in the Mediterranean and southern Atlantic than in northern waters. On British coasts several species are recorded, but two are of more frequent

occurrence, Polinices alderi (Forbes) and P. catena (da Costa); whilst on the French Mediterranean coast five species occur with moderate frequency; P. alderi, P. catena, P. guillemini (Payraudeau) Natica maculata (v. Salis) and Neverita josephina Risso. P. alderi is relatively common in both areas, occurring over a range of depths, and this paper reports current and continuing observations on aspects of feeding, growth and egg production in this species in laboratory cultures, made on the one hand in Marseille with individuals from populations from the Mediterranean coast, and on the other at Oban with individuals from North Atlantic and North Sea populations.

MATERIALS AND METHODS

P. alderi, for experiments in Marseille were collected by dredging, near Marseille, in shallow muddy sand sediments (by Bodoy and Masse, 1978). For the experiments at Oban, P. alderi were collected from beaches at Gullane, Firth of Forth, or Barassie, Firth of Clyde, in shallow water at L.W.S.T. or from the intertidal. The animals were transferred to the laboratory and kept, individually or in small groups, in aquaria where the sea water was recirculated by aeration through a sand bed in which the gastropods and their bivalve prey burrowed. The animals were confined by the walls of the aquarium or in some cases in plastic net cages. Similar cultures were set up in Oban at 10°, 15° and 20° (and for a shorter period at 25°C) and in Marseille at 10°, 15°, 20° and 25°C. The Polynices initially placed in each culture were marked with ink on the shell to allow future individual recognition.

At two-weekly intervals, all the animals were removed from each culture by sieving to determine the numbers of prey bored and consumed by the Polinices. Each bored shell was removed and measured, and replaced by a live individual. The equivalent weight of tissue consumed was then calculated using an appropriate length/tissue weight relationship for each prey species. At six-weekly intervals the Polinices were removed during this operation and remeasured for shell height (from base of the aperture to the tip of the spine) and total fresh weight (determined following light blotting of the fully-retracted animal). In addition, each culture was examined at frequent intervals (daily where possible) to determine the number of egg collars produced. Each egg collar was removed from the surface of the sand, lightly blotted dry, and its fresh weight recorded.

In the initial series of experiments which are reported here P. alderi cultures were maintained using the locally most abundant prey organisms at densities which were sufficiently high to prevent prey density becoming a limiting factor. At Oban, Tellina tenuis, and at Marseille, Venus gallina, Spisula subtruncata and Donax trunculus, were used as prey. In addition to these constant temperature cultures a number of P. alderi were maintained for a period of more than two years at Oban, in an aquarium with flowing seawater at ambient temperatures. The number of prey (mainly Tellina tenuis) consumed, and the number of egg collars produced were recorded at regular intervals. No records of growth were maintained but these animals were of large size and grew relatively little. Some results relating to prey consumption and egg collar production in these animals which were subjected to normal seasonal fluctuations in temperature, are also reported here.

RESULTS

1. Rate of growth

The rate of growth of P. alderi in cultures, as indicated by increments of spire

height, and of total fresh weight, were variable, both between cultures and between individuals within a culture. At Oban, the rate of shell growth was initially greater at higher temperatures and there was a clear relationship with size; higher growth rates occurring in smaller animals. Later the rate of growth was reduced in all cultures and the relationship to size was less apparent. The former period was also one when no egg collars were produced in any of the cultures, while the latter period coincided with the production of egg collars in at least some of the cultures (those containing both males and females), suggesting that the onset of sexual and reproductive activity coincides with a reduction in shell growth. This is supported by the fact that a similar reduction occurred in all cultures even though the initial sizes and the sizes reached prior to the reduction in growth rate varied over a wide range. As a result, there was also a wide variation under culture conditions of the apparent maximum size towards which individual animals grew. These characteristics of growth of P. alderi in culture are summarized in Fig. 1, which shows the weight increment as a percentage of the initial weight for individual Polinices, based on six-week periods between measurements.

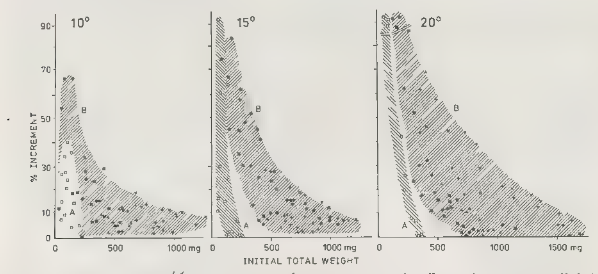


FIGURE 1 - Rate of growth (% increment for 6-week periods, for North Atlantic and Mediterranean Polinices alderi of different initial weight at 10°, 15° and 20°C. A, open symbols: Mediterranean; B, closed symbols: North Atlantic. The different symbols for North Atlantic animals refer to different cultures.

For the Oban experiments the size reached at 20°C varied from about 800 mg to 1700 mg total fresh weight. A similar trend is apparent at 15°C. At 10°C where growth increments were generally small the trend is less clear.

The Marseille experiments, although less extensive, show similar characteristics, but the maximum size reached (about 300 mg) in culture by P. alderi at Marseille was much smaller than in Oban. This was partly the result of differences in the length/total weight relationship of Mediterranean and Northern P. alderi, but mainly resulted from a real difference in maximum size, since the largest P. alderi measured from the Mediterranean had a spire height of 11 mm while at Oban some P. alderi in culture grew to 18 mm spire height.

Egg collar production

After the initial period when no egg collars were produced at any temperature, egg collars were produced regularly in some, but not all, cultures. Since it is not possible to determine the sex of P. alderi by external examination, the initial cultures were set up

without regard to the sex of the animals concerned and hence may have consisted of ratios of sexes varying between all males at one extreme, and all females at the other. Subsequent observation has shown that egg collar production is dependant on the presence of both males and females in the culture when sexual maturity is reached; if mating does not take place initially the females do not produce egg collars. At no time has any evidence been found of collars with unfertilised eggs being produced by unmated females, although mated females continue to produce normal collars of fertilised eggs for several weeks in the absence of a male.

The rate of production of egg collars in cultures at Oban is summarised in Fig. 2. The number of egg collars produced/Polinices/week was variable at all temperatures and ranged from zero to a maximum rate which varied with temperature. The highest rates were found at 15°C. Rates of egg collar production from animals subject to natural temperature fluctuation showed a similar range of variation and also indicated that, when abundant food is available, egg collars may be produced at temperatures as low as 4-5°C. Egg collar production was reduced at 20°C and the limited information available from cultures at 25°C suggest that, for the Oban animals at least, production of egg collars at this temperature is very rare. For the cultures at Marseille egg collars were produced only at 10° and 15°C, and only in small numbers.

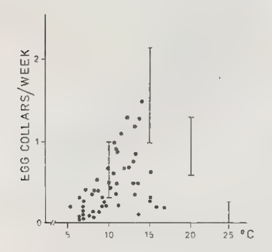


FIGURE 2 - Egg collar production (No. egg collars produced/Polinices/week) for North Atlantic Polinices alderi at different temperatures. ├───┤, in constant temperature cultures; • , from animals kept in fluctuating ambient temperatures.

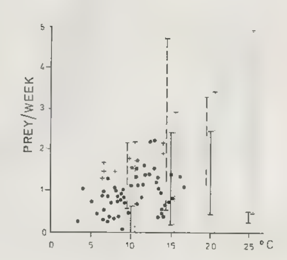


FIGURE 3 - Feeding rate (No. prey bored/Polinices/week) for North Atlantic and Mediterranean Polinices alderi at different temperatures. ├───┤ , North Atlantic, when no egg collars were produced; ├─ ─┤, N. Atlantic, for periods when egg collars were produced: both from constant temperature cultures; ├·······┤ , Mediterranean. • , Normally fed; + , following food deprivation: both from N. Atlantic animals kept in fluctuating ambient temperatures.

3. Feeding rates

The feeding rates recorded for P. alderi in aquarium cultures at Marseille and Oban are summarized in Fig. 3. Under culture conditions the feeding rate (number of organisms bored/Polinices/unit time) is affected by temperature, and by the physiological condition of

[illegible] predator. When prey density is maintained at high levels, feeding rate is greatest, at a given temperature, during periods when egg collars are being produced, suggesting that feeding rate is increased in animals undergoing active gametogenesis. Results from the [illegible] maintained at ambient temperature, where prey density was sometimes low, show that feeding rate is also increased following periods of food deprivation, although otherwise the feeding rates found for animals subjected to natural seasonal temperature fluctuations at [illegible] year were similar to those found at similar temperatures in constant temperature cultures. The feeding rates found for Mediterranean and North Atlantic animals at Marseille and Oban were also similar, although the main prey species used were different. The results show a general tendency for feeding rates to increase with increase in temperature, although there is a suggestion that the maximum feeding rates found do not increase over the range 15°C to 25°C. The rates of feeding found here compare closely with those recorded in the literature for other naticid gastropods (as summarised in Fretter and Graham, 1962).

4. Tissue yield of prey

In naticid gastropods the rate of food consumption (weight of tissue consumed/ Polinices/unit time) must be distinguished from the feeding rate (number of animals bored/ Polinices/unit time). The latter appears to be broadly similar, under similar conditions, for different prey species. Under these circumstances food consumption is dependent on the species of prey consumed, the size of distribution of the prey, and the condition (% tissue content) of the prey. Polinices of a given size are limited in the size of bivalve which they will successfully attack and bore (Ansell, 1960; Masse, 1963; Mace, 1978), so that within fairly broad limits the quantity of tissue available following a successful attack by Natica will depend on the tissue content of the prey, which in turn varies from one species to another (Masse, 1963), and within species depending on season. An indication of the range of difference in the tissue yields obtained by a Natica boring different common species of bivalve in Mediterranean and Northern seas is given in Table 1. Thin-shelled species with

TABLE 1 - Range of tissue yield of various bivalves used as prey by Polinices alderi.

North Atlantic			Mediterranean		
Species	Mean % dry tissue min.	max.	Species	Mean % dry tissue min.	max.
Venus striatula	2.7	5.0	Venus gallina	0.9	3.6
Spisula subtruncata	4.8	7.6	Spisula subtruncata	1.7	5.7
Donax vittatus	4.6	9.6	Donax trunculus	2.2	7.6
Tellina tenuis	6.2	13.9	Tellina tenuis	6.0	10.5

high tissue content (e.g., Tellina) provide more tissue than thick-shelled species with low tissue content (e.g., Venus). Moreover the latter may involve more effort for completion of the boring (Zeigelmeier, 1954) so that the yield per unit effort is much greater in the former type of species.

5. Food consumption

Food consumption by P. alderi in culture is summarised in Fig. 4 where the food consumption in each culture is shown as the weight of bivalve tissue consumed expressed as a

percentage of the total initial weight of Polynices present in the culture, based on six-week periods. The data are presented in this way so that they may be compared with the data on growth rates from the same cultures shown in Fig. 1.

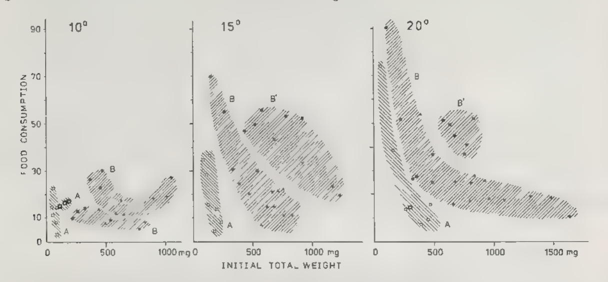


FIGURE 4 - Food consumption (weight of bivalve tissue consumed during a 6-week period as % of initial total weight of Polinices) for North Atlantic and Mediterranean Polinices alderi of different initial weight, at 10°, 15° and 20°C. Symbols as in Fig. 1. A,A', Mediterranean; B,B', North Atlantic; A,B, for periods when no egg collars were present; A'B', for periods when egg collars were produced.

For the cultures at Oban the data fall into two groups: for those time intervals in which no egg collars were produced the data define a relationship between food consumption and initial weight which follows similar trends to that for rate of growth; for periods when egg collars were produced the food consumption was greater for animals of a given initial weight. The data for such periods, therefore, indicate the extent to which the energy requirements of gametogenesis and spawning exceed those for growth and maintenance at any size. The results from the experiments in Marseille, although more limited, show similar trends.

The relationship between the rates of somatic growth, of egg production, and food consumption are best considered as elements in an overall analysis of the energetics of the species. Although such an analysis is beyond the scope of the present paper, preliminary calculations show that in those cultures where no egg collars were produced the rate of food consumption compared closely with the animals estimated requirements for somatic growth and respiration; in cultures producing egg collars the 'excess' food consumed showed a close correlation with the total weight of egg collars produced, indicating an efficient conversion of food to eggs. Although the food consumption was smaller in the Marseille experiments the conversion efficiency of the ingested food was similar to that found at Oban.

DISCUSSION :

These preliminary results from a laboratory study of Polinices alderi conducted in Marseille and Oban have shown both similarities and differences in growth, reproduction and feeding between Mediterranean and Northern individuals. The temperature range over which normal feeding behaviour and egg production take place are similar in the two areas and in this respect the results provide no suggestion that the physiological responses to temperature of the two populations differ. In both areas P. alderi survives at 25°C in culture, but only

following initial high mortality, and at this temperature few or no egg collars are produced. The major areas of difference found relate to growth and to feeding. In particular, the rate of growth of P. alderi in the Marseille experiments declined rapidly with increasing size, and the maximum size attained was much smaller than in the Oban experiments. The rate of egg collar production in the Marseille experiments was also lower than in Oban. These factors all suggest that the animals in the Marseille cultures were nutritionally limited, although an alternative hypothesis would suggest that there is a genetically determined difference in the growth characteristics of the two populations.

Nutritional limitation for naticid gastropods may arise from two causes: firstly from limitation in the number of prey organisms available, and, secondly, from limitation of the quality of prey organisms available, resulting in a low nutritional yield from the effort of boring. Zeigelmeier's (1954) observations show that naticid gastropods have a limited capacity to compensate for poor quality of prey by increasing the numbers bored, a) because the boring process itself is relatively slow and b) because wear of the radula may then become a factor limiting the boring rate. In the cultures at Marseille the numbers of prey available were not restricted, and any nutritional inadequacy must, therefore, have resulted from the type and size of prey offered. In this initial series of experiments P. alderi in Marseille were provided with Venus gallina, Donax trunculus and Spisula subtruncata as food, while in Oban Tellina tenuis was provided. Although P. alderi in Marseille showed a similar feeding rate (number of prey bored/unit time), the small size and low yield of flesh from the prey species used in Marseille resulted in a low rate of food consumption there, when compared with that provided by the Tellina in Oban experiments. However, before definite conclusions on this point can be reached, further experiments are required, in which Mediterranean P. alderi are fed Tellina and Northern P. alderi, Donax, Venus and Spisula. Such experiments, designed to investigate whether the rate of growth and the maximum sizes reached by individuals from the two areas are influenced by the species composition and size distribution of their main prey organisms, or are genetically determined, are now in progress and will be reported elsewhere.

ACKNOWLEDGEMENTS :

This work was carried out under Contract Nos. 225-77-1-Env. U.K. and 221-77-1-Env.F. of the 2nd Environmental Research Programme of the Commission of the European Communities. We are grateful for the skilled technical assistance in the care of cultures at Oban of Miss P.F. Newman.

REFERENCES :

ANSELL, A.D., 1960 - Observations on predation of Venus stratula (da Costa) by Natica alderi (Forbes). Proc. malac. Soc. Lond., 34: 157-164.

BODOY, A. and MASSE, H., 1978 - Influence de la temperature sur la ponte et le développement embryonnaire de deux mollusques gastéropodes prosobranches Polinices alderi (Forbes) et Nassarius pygmaeus (Lamarck) Haliotis, 7: 63-65

FRETTER, V. and GRAHAM, A., 1962 - British Prosobranch Molluscs. The Ray Society, London, 755 pp.

MACE, A.M., 1978 - Note préliminaire sue les facteurs influençant la sélection des proies chez le gastéropode perceur Polinices alderi (Forbes). Haliotis, 9: (in press).

MASSE, H., 1963 - Quelques données sur l'economie alimentaire d'une biocoenose infra littorale. Recl. Trav. Stn. mar. Endoume, 31(47): 153-166.

ZEIGELMEIER, E., 1954 - Beobachtungen uber den Nahrungserwerb bei der Naticide Lunatia nitida Donovan (Gastropoda Prosobranchia). Helgoland. wiss. Meeresunters. 5: 1-33.

COMPARAISON DE QLELQUES EFFETS DE LA TEMPERATJRE SLR DES *NASSARILS RETICULATUS* (L.) PROVENANT DE POPULATIONS NORD-ATLANTIQUES ET MEDITERRANEENNES

par

Henri Massé° et Alan D. Ansell°°

° Station Marine d'Endoume, 13007 MARSEILLE

°° Dunstaffnage Marine Research Laboratory, OBAN, SCOTLAND

ABSTRACT : COMPARISONS OF SOME EFFECTS OF TEMPERATURE ON *NASSARIUS RETICULATLS* (L.) FROM NORTH-ATLANTIC AND MEDITERRANEAN POPULATIONS.

Standardisation of experimental methods has allowed valid comparisons between observations on *Nassarius reticulatus* made on the one hand at Oban (Scotland) with individuals collected from North Atlantic populations, and on the other at Marseille (Provence, France) with individuals collected from Mediterranean populations.

The observations made refer particularly to the action of elevated temperatures on the thermal tolerance of adult *Nassarius*, and, on their reproduction, the influence on reproduction being considered in relation to spawning, to development of the eggs, and on the thermal tolerance of the larvae.

The tolerance of the adults to high temperatures is greater in the Mediterranean animals than in those from the North Atlantic, with a difference generally in 50% lethal temperature (LT 50) of 2 to 2.5°C, however, for brief periods of thermal shock (3-6 hours) the difference may reach 3-4°C. When the temperature at which 50% of the animals retain their ability to burrow (BT 50) is compared, the difference is again generally 2°C, except during the initial 12h period when it may be only 1°C.

In relation to spawning there is little difference between the two populations, however, there is a shift of a few degrees, both for lower and upper temperature limits. Thus, the Mediterranean animals spawn at 10°C, but initial stimulation of spawning at this temperature requires a thermal shock, whereas the North Atlantic animals begin to spawn at temperatures of 8-9°C, following the spring increase in temperature. At the other extreme, at 25°C North Atlantic animals rarely spawn, and the development of eggs spawn at this temperature is often abnormal, whereas for the Mediterranean the upper limit for spawning and normal development lies between 25 and 30°C.

The duration of embryonic development, taken as the time from spawning to the hatching of the veligers, declines rapidly with temperature, from a mean of 49.5 days at 5°C to 12 days at 10° to 8.7 days at 25°C for Mediterranean animals. The duration of development is more or less the same at 15°C which is the mean temperature at the peak of spawning in both geographical areas.

The thermal tolerance is also higher in veligers for the Mediterranean animals, but the values are more variable than for adults in relation to the duration of thermal shock.

When the LT 50 values for veligers and adults are compared it is apparent that the larvae are as resistant to high temperatures as the adults and in some cases more resistant. Whereas in the Mediterranean animals the LT 50 of the adults and larvae are rather close whatever the duration of thermal shock, for the North Atlantic animals for periods greater than 24h the larvae are significantly more tolerant than the adult, indicating the ability, for the larvae, of dispersion to lower latitudes.

RESUME : La standardisation poussée des méthodes expérimentales a permis de faire une comparaison valable des résultats d'expériences réalisées sur *Nassarius reticulatus*, d'une part, à Oban (Ecosse) avec des individus appartenant à des populations nord-atlantiques, d'autre part, à Marseille (France) avec des individus appartenant à des populations méditerranéennes.

Ces expériences portent essentiellement sur l'action de températures élevées, sur la tolérance thermique des adultes et sur leur reproduction. L'influence sur la reproduction a été testée au stade de la ponte, du développement des oeufs et sur la tolérance thermique des

larves.

La tolérance thermique des adultes aux températures supérieures est plus élevée chez les individus méditerranéens que chez ceux d'Atlantique nord. L'écart entre les températures léthales pour 50% des individus (TL 50) est généralement de 2 à 2,5°C, toutefois, pour des chocs thermiques brefs de 3 à 6 heures, il peut atteindre 3 à 4°C, en faveur des individus de Méditerranée. En considérant la température compatible avec l'activité d'enfouissement pour 50% des individus (TE 50), critère éthologique témoignant d'un comportement perturbé ou non, les écarts sont également de 2°C, excepté pendant les premières 12 heures d'exposition où ils peuvent tomber à 1°C seulement.

Au niveau de la ponte, il y a peu de différences entre les deux populations. Toutefois, il existe un décalage de quelques degrés, aussi bien pour les températures inférieures que pour les températures supérieures. Ainsi, les individus de Méditerranée pondent à 10°C, mais le déclenchement de la ponte nécessite un choc thermique, alors que ceux d'Atlantique nord commencent à pondre à 8-9°C, lors du réchauffement printanier. Au contraire, à 25°C, les individus nord-atlantiques pondent peu et le développement est souvent perturbé, alors qu'en Méditerranée c'est entre 25 et 30°C que la ponte et le développement le sont.

La durée du développement embryonnaire, comprise entre la ponte et l'éclosion des véligères, diminue rapidement de 49,5 jours à 5°C, à 12 jours à 20°C pour les individus nord-atlantiques et de 42,7 jours à 10°C, à 8,7 jours à 25°C pour ceux de Méditerranée. Cependant, elle est pratiquement identique à une température d'incubation de 15°C, température correspondant au pic de la période de ponte dans les deux aires géographiques.

La tolérance thermique des véligères est également plus élevée chez les larves des populations méditerranéennes mais les écarts sont plus fluctuants que chez les adultes, en fonction de la durée d'exposition au choc thermique.

En comparant les TL 50 des véligères à celles des adultes, il apparaît que les larves sont sensiblement aussi résistantes que les adultes, voire, dans certains cas, plus résistantes. Alors que dans les populations méditerranéennes, les TL 50 des adultes et des larves sont assez proches quelle que soit la durée d'exposition au choc thermique, pour les populations nord-atlantiques et pour des durées d'exposition supérieures à 24 heures, les larves sont sensiblement plus tolérantes que les adultes ce qui peut traduire la faculté, pour ces véligères, de se déplacer vers des latitudes plus basses.

INTRODUCTION :

Dans le cadre des études concernant l'influence de la pollution thermique sur des espèces littorales, il était intéressant de comparer comment réagissent des populations d'une même espèce vivant près des extrémités de leur aire biogéographique afin de préciser la portée générale des conclusions tirées de telles études et de savoir dans quelle mesure les prévisions sur la tolérance thermique des individus de l'une ou l'autre population sont applicables à l'ensemble des côtes européennes.

L'espèce choisie, *Nassarius reticulatus* (L.) a une large distribution géographique puisqu'on la rencontre de la Norvège aux Açores. C'est un animal eurytherme que l'on récolte à la limite de la zone intertidale en Atlantique (Barnett, 1972), en position subtidale en Suède (Eriksson & Tallmark, 1974), elle est également toujours en position subtidale en Méditerranée.

Nos observations ont porté principalement sur la ponte, la durée du développement, la tolérance thermique des larves et des adultes aux températures élevées. Il s'agit d'une étude expérimentale réalisée à partir d'animaux maintenus en élevage.

MATERIEL ET METHODES :

La comparaison des résultats présentés dans cette étude n'a été rendue possible qu'après une longue période de confrontation et d'échange de vue entre les deux auteurs qui sont engagés depuis 1974 sur des recherches en collaboration dans le cadre du Programme d'Etude sur l'Environnement de la C.E.E.*

Les animaux utilisés dans ce travail ont été récoltés, pour la plupart en plongée, puis élevés au laboratoire dans des aquariums à température contrôlée à 1°C près, à 5, 10, 15, 20 et 25°C, selon la gamme des températures du milieu naturel dans chaque localité. Un stock

d'animaux de réserve est maintenu dans un aquarium en circuit ouvert dont la température suit les fluctuations saisonnières de la mer ouverte. Ce dernier stock permet de compenser la mortalité (très faible) des animaux d'élevage et aussi de fournir pendant la période de reproduction un grand nombre de véligères pour les tests de tolérance thermique.

Le détail des conditions d'élevage a déjà été décrit par Massé et al.(1978). Les nasses sont alimentées deux fois par semaine avec des Bivalves écrasés. Une inspection journalière des cages où sont enfermées une dizaine de nasses par température permet de suivre la production des oothèques qui sont alors isolées dans de petites cages flottantes et placées à différentes températures d'incubation.

Le déroulement des tests de tolérance thermique permettant de déterminer pour les adultes les températures léthales pour 50% des individus (TL 50) et les températures compatibles avec l'activité d'enfouissement pour 50% des individus (TE 50), a été exposé en détail dans Bodoy et Massé (1977), de même que les tests de tolérance thermique sur les véligères ont été décrits dans Massé et al. (1978). Dans les deux cas, celui des adultes et celui des larves, la méthode utilisée est inspirée de celle de Kennedy & Mihursky (1971) ; elle consiste en une immersion brutale à la température d'expérience et non à une élévation progressive qui est souvent difficile à reproduire dans une série importante d'expériences.

RESULTATS :

1. Tolérance thermique des adultes

La figure 1 compare les résultats obtenus à Oban et à Marseille. Il apparaît que les individus des populations méditerranéennes sont sensiblement plus résistants que ceux d'Atlantique nord. Les écarts entre les TL 50 et TE 50 se situent autour de 2°C. Toutefois, pour les chocs thermiques de courte durée, il s'avère que la tolérance thermique des individus méditerranéens est beaucoup plus importante (3 à 4°C) ; cependant, au niveau de l'activité d'enfouissement, les TE 50 sont très proches avec un écart d'environ 1°C seulement, pendant les 12 premières heures d'exposition.

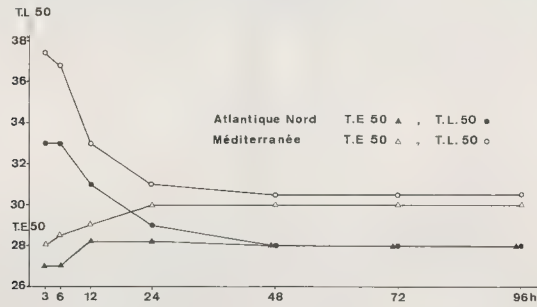


FIGURE 1 - Evolution de la tolérance thermique de *N.reticulatus* en fonction du temps d'exposition à des températures élevées.

2. Influence de la température sur la reproduction

Au niveau de la ponte, il y a peu de différences entre les deux populations. Pour les individus méditerranéens habitués à une température hivernale des eaux supérieure à 10°C, la ponte n'intervient généralement pas à cette température sans un choc thermique préalable de quelques degrés. Une fois déclenchée, elle peut se poursuivre dans les bacs à une température constante de 10°C, la gamétogénèse est donc déjà achevée en hiver.

Pour les individus nord-atlantiques habitués à des températures hivernales des eaux voisines de 6°C, le réchauffement printanier déclenche la ponte à partir de 8°C (Barnett, 1972) Au contraire, à 25°C les individus nord-atlantiques pondent peu et de nombreuses oothèques sont vides, tandis que chez les individus méditerranéens, ce phénomène se produit au-dessus de 25°C, entre 25 et 30°C.

La durée du développement embryonnaire, comprise entre la ponte et l'éclosion des véligères, confirme ces observations. Le tableau 1 regroupe les résultats obtenus dans cette étude à Oban et à Marseille. Nous voyons que, à partir d'une durée de développement sensiblement identique à 15°C, les résultats divergent légèrement pour les deux populations. En premier lieu au-dessus de 15°C, la durée de développement est sensiblement plus courte pour les individus méditerranéens. Les résultats obtenus à 25°C confirment bien que cette température est une limite pour les individus nord-atlantiques puisque la durée du développement augmente à nouveau et avec de grandes fluctuations d'un cas à un autre. En second lieu, au-dessous de 15°C, les individus nord-atlantiques semblent mieux adaptés, leur durée de développement étant plus courte à 10°C que celle des individus méditerranéens. La température de 5°C est une limite à laquelle le développement devient très aléatoire pour les populations nord-atlantiques.

TABLEAU 1 - Influence de la température sur la durée du développement comprise entre la ponte et l'éclosion (d.s. : déviation standard).

Températures d'incubation en °C	Durées du développement en jours			
	Atlantique Nord		Méditerranée	
	Moyenne ±	d.s.	Moyenne ±	d.s.
5	49,5	9,2	-	-
10	40,8	6,2	42,7	5
15	19,4	3,9	19	1,8
20	12,3	2,2	10,6	1,2
25	24,8	9,4	8,7	1,2

3. Tolérance thermique des véligères

La figure 2 regroupe les résultats obtenus à Oban et à Marseille. Comme pour les adultes, les TL 50 des véligères des populations méditerranéennes sont sensiblement supérieures à celles des populations nord-atlantiques, en particulier pour des chocs thermiques d'une durée inférieure à 6 heures. Les données portées dans cette figure correspondent à des moyennes obtenues en regroupant les résultats d'expériences utilisant des larves acclimatées à 10, 15, 20 et 25°C. Il s'avère en effet que la température d'incubation des oothèques qui correspond à la température d'acclimatation des véligères, au moment de leur éclosion, n'a pas d'influence significative sur les valeurs des températures léthales de ces véligères. Ce phénomène a d'ailleurs été vérifié pour plusieurs espèces de la famille des Nassariidae (Massé et al., 1978).

Le tableau 2 regroupe les données obtenues à chaque température d'incubation ainsi que la moyenne de ces données. L'intervalle de confiance de la moyenne (test t de Student-Fisher) correspond au seuil de risque de 0,05.

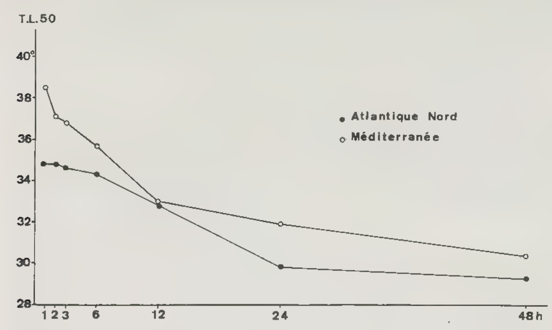


FIGURE 2 - Evolution de la tolérance thermique des véligères de *N.reticulatus* en fonction du temps d'exposition à des températures élevées.

TABLEAU 2 - Valeurs des températures létales (TL 50) des larves véligères en fonction de la durée d'exposition à des températures élevées, de la température d'acclimatation et de l'origine géographique (Méditerranée : M, Atlantique Nord : A-N). L'intervalle de confiance des moyennes (i.c.) correspond à un seuil de risque de 0,05.

Durée d'exposition en heures	Origine des larves	Températures d'incubation des larves				Moyenne	i.c.
		10°C	15°C	20°C	25°C		
1	M	38,8	37,7	39,0	38,8	38,5	0,8
	A-N	35,0	34,5	35,0	-	34,8	0,5
2	M	36,8	36,8	37,2	37,6	37,1	0,5
	A-N	35,0	34,5	35,0	-	34,8	0,5
3	M	36,8	36,4	37,0	37,3	36,8	0,5
	A-N	34,5	34,5	35,0	-	34,6	0,5
6	M	35,8	35,0	35,3	36,8	35,7	1
	A-N	34,0	34,5	34,5	-	34,3	0,5
12	M	32,8	33,1	33,3	-	33,0	0,5
	A-N	31,7	33,0	33,7	-	32,8	2
24	M	31,0	31,0	32,7	32,9	31,9	1,4
	A-N	29,0	29,5	31,0	-	29,8	2,1
48	M	30,0	30,0	31,4	30,5	30,4	0,9
	A-N	29,0	29,5	29,5	-	29,3	0,5

DISCUSSIONS :

En ce qui concerne les TL 50 et TE 50 des adultes, les observations sont en accord avec celles qui ont été faites antérieurement en comparant la tolérance thermique de Mollusques Bivalves (*Tellina tenuis*, *Tellina fabula*,...) appartenant à des populations nord-atlantiques et méditerranéennes. Il semble donc que cet écart de 2°C soit une caractéristique de la différence de tolérance thermique entre des populations de Mollusques de la même espèce vivant en Atlantique nord et en Méditerranée.

D'après les observations faites sur la ponte, aussi bien en Ecosse qu'en Méditerranée, nous pouvons dire que la gamétogénèse est terminée durant la période hivernale.

Les animaux attendent le stimulus thermique lié au réchauffement des eaux pour déposer leurs capsules ovigères, ce qui semble la règle générale chez les Nassariidae (Sastry, 1971). Il s'en suit qu'une pollution thermique hivernale peut entraîner un déclenchement précoce de la ponte ce qui a été vérifié par Barnett (1972) sur le site de la Centrale électrique de Hunterston (Ecosse). Une fois déposées les oothèques seront le plus souvent soumises aux conditions hivernales, car une des caractéristiques de la pollution thermique est qu'elle est rarement continue dans le temps mais liée au déplacement de la nappe d'eau chaude vecteur de cette pollution. En raison de l'allongement important de la durée de développement avec l'abaissement de la température, les oothèques devront rester en place pendant longtemps à une période peu favorable (mauvais temps) ce qui est considéré comme très préjudiciable à l'espèce suite à l'accroissement du taux de mortalité des embryons en fonction de la durée de développement (Spight, 1975).

Par contre, l'éclosion pourra se faire une fois le réchauffement des eaux atteint, dans le cas contraire, les véligères devront rester également longtemps dans le plancton à une période défavorable sur le plan trophique. En fait, le plus grave danger pour ces larves du méroplancton superficiel est certainement celui d'être entraînées par pompage avec l'eau de refroidissement des installations industrielles responsables de la pollution thermique. En effet, bien que la tolérance thermique des larves soit très élevée (fig.2), pour des durées d'exposition courtes correspondant aux conditions de transit des eaux de refroidissement, les traumatismes mécaniques et l'action des anti-foulings tel le chlore, sont excessivement néfastes.

La tolérance thermique des larves, comparée à celle des adultes (fig.3) leur permet de subir l'élévation de température liée à la vie dans le plancton superficiel. Pour les populations méditerranéennes cet écart entre les TL 50 des larves et des adultes est faible, par contre, pour les populations nord-atlantiques et pour des durées d'exposition à la température supérieures à 12 heures, les véligères sont sensiblement plus résistantes que les adultes ce qui peut traduire pour ces véligères la faculté de se déplacer vers des latitudes plus basses.

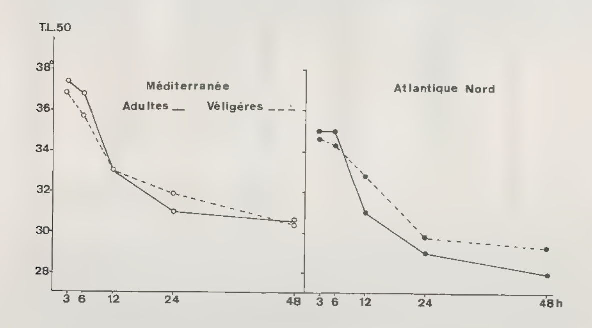


FIGURE 3 - Comparaison entre la tolérance thermique des véligères et celle des adultes de *Nassarius reticulatus* acclimatés à une température de 15°C.

Si nous considérons les données du tableau 1 concernant la durée du développement, nous pouvons dire qu'elles s'intègrent tout à fait aux valeurs recensées dans la littérature par Spight (1975). Certaines valeurs citées par cet auteur sont toutefois nettement plus faibles. Ceci est dû au fait que les oeufs de *Nassarius reticulatus* sont de taille moyenne (environ 150 µ), or la durée du développement est proportionnelle à la taille des oeufs,: ainsi *Nassarius pygmaeus* qui a des oeufs plus petits (environ 100 µ) que ceux de *N.reticulatus* a une durée de développement embryonnaire plus courte (Massé et al., 1978) que *N.reticulatus*.

Le fait le plus marquant de ce tableau 1 réside dans l'identité des durées de développement, pour les individus des deux populations, à la température de 15°C. Ceci semble indiquer qu'il s'agisse de la température moyenne optimale pour la reproduction, représentant un bon compromis entre la durée du développement et les conditions du milieu, pour cette espèce. Cette hypothèse est confirmée par les observations sur la déposition des oothèques dans le milieu naturel. Le pic de la ponte est estival en Ecosse (Barnett, 1972) et printanier en Méditerranée (observations personnelles).

L'allongement de la durée du développement, observé chez les individus nord-atlantiques à 25°C, est considéré comme un phénomène exceptionnel par Spight (1975) bien que celui-ci ait été déjà signalé pour l'espèce *Urosalpinx cinerea* par Federighi (1931). Nous pensons qu'à la température de 25°C, les populations nord-atlantiques de *Nassarius reticulatus* sont à la limite de leur possibilité de reproduction, comme en attestent la mortalité élevée au cours de l'embryogénèse et les fluctuations importantes dans la durée du développement embryonnaire illustrées par la valeur élevée de la déviation standard.

Ce travail a été réalisé grâce aux contrats de recherches 088.74.7.Env.UK, 082.74.7. Env.F, et 0225.77.1.Env.UK, 0221.77.1.Env.F., subventionnés par la C.E.E., dans le cadre de son programme de recherche sur l'environnement.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BARNETT, P.R.O., 1972 - Effects of warm water effluents from power stations on marine life. *Proc.R.Soc.Lond.,B*,180 : 497-509

BODOY,A., et MASSE,H., 1977 - Etude experimentale de l'influence de la température sur la survie de Mollusques Bivalves marins endogés. *Haliotis*, 7 : 131-132

ERIKSSON, S., and TALLMARK, B., 1974 - The influence of environmental factors on the diurnal rhythm of the prosobranch gastropod *Nassarius reticulatus* (L.) from a non-tidal area *Zoon*,2 : 135-142

FEDERIGHI, H., 1931 - Studies on the oyster drill, *Urosalpinx cinerea. Bull.U.S.Bureau Fish.*, 47 : 85-115

KENNEDY, V., and MIHURSKY, J.A., 1971 - Upper temperature tolerance of some estuarine bivalves. *Chesepeake Sc.*, 12 : 193-204

MASSÉ, H., NODOT, C., et MACÉ, A.M., 1978 - Influence de la température sur la reproduction et la survie de quelques Nassariidae (*Mollusca, Gasteropoda*). pp. 367-374, *in* : D.S.Mc-Lusky and A.J. Berry ed., Physiology and Behaviour of Marine Organisms, Oxford, Pergamon Press, pp. 1-388. *Proceedings of the 12th Europ.Symp.mar.Biol.*

SASTRY, A.N., 1971 - Effect of temperature on egg capsule deposition in the mud snail, *Nassarius obsoletus* (Say). *The Veliger*, 13 (4) : 339-341

SPIGHT, T.M., 1975 - Factors extending gastropod embryonic development and their selective cost. *Oecologia*, 21 : 1-16

BEHAVIOUR AND MODE OF LIFE OF *MONTACUTA PHASCOLIONIS* DAUTZENBERG, A BIVALVE COMMENSAL WITH *PHASCOLION STROMBI* MONTAGU

J.D. GAGE
Dunstaffnage Marine Research Laboratory - Oban, Scotland

The tiny montacutid bivalve, *Montacuta phascolionis*, lives as a commensal within old gastropod shells occupied by the sipunculan worm *Phascolion strombi*. The incidence of bivalves with worms in a large sampled dredged off Roscoff was 99 % ; up to 13 being found with each worm. The *Montacuta* were invariably found lying byssally attached within, and orientated towards, the opening of a secondary passage formed by the worm in the plug of sediment in the shell aperture. This small opening was usually sited near the shell axis and allowed the entry of a respiratory current pumped in by the worm. This was eliminated via a main aperture in the plug, through which the worm extended its introvert. The position and orientation of the bivalves allowed them to intercept particles carried by an oxygenated stream of water while enjoying mobility and protection from predation. In this respect, the microhabitat of *M. phascolionis* seemed to almost completely parallel that of *Mysella cuneata* found with *P. strombi* off the east coast of North America.

Subsequent laboratory experiments showed that the behaviour of the bivalves, which could walk actively using the foot on hard surfaces, also resembled that of *M. cuneata*, in that they showed negative geotaxis, a direct orthokinesis to light, and a marked chemo-orthokinesis to the host worm.

A reversal of a usually negative klinotaxis in uniform and gradient water flow was shown only when it carried the unknown chemical attractant from the worm.

The adults brood their young to the post-larva stage and such larvae released from bivalves held in the laboratory showed identical behaviour to adults. Although, in nature, such behaviour may be of only doubtful utility to adults, whose size may trap them within the shell, it will allow young to colonize other *Phascolion* in their vicinity.

MODALITES DE LA DIGESTION CHEZ UN MOLLUSQUE CEPHALOPODE *SEPIA OFFICINALIS* L.

E. BOUCAUD-CAMOU

Laboratoire de Zoologie
Faculté des Sciences - 14032 Caen Cédex

1) - Chez *Sepia officinalis* L. le tube digestif en U comprend deux régions de structure bien différente : une partie antérieure revêtue d'une cuticule chitineuse (branche descendante correspondant à l'oesophage et l'estomac) et une partie postérieure, ciliée et glandulaire dont la surface est multipliée par de nombreux plis (branche ascendante) correspondant au caecum spiral et à l'intestin. Trois glandes sont associées au tube digestif : les glandes salivaires (antérieures et postérieures), la glande digestive ("foie") et les appendices de son conduit (appendices "pancréatiques").

2) - Dans la lumière de tout le tube digestif, on peut mettre en évidence des activités amylasiques et protéasiques. Une étude histochimique a permis de préciser que seules les cellules à "boules" de la glande digestive et certaines cellules du caecum sécrétaient des enzymes digestives. Les variations dans le nombre des "boules" ont pu être mises en relation avec la sécrétion des enzymes digestives. Celles-ci seraient, *pro parte*, le support des enzymes digestives. Une forte activité protéolytique a été mise en évidence dans la glande digestive, tandis qu'une activité de type chymotrypsine a été décelée à la fois sur des coupes à congélation et dans des extraits de glande digestive.

3) - L'étude de l'absorption a été réalisée au moyen d'aliments marqués par des radio-éléments et de ferritine. On a pu ainsi mettre en évidence le rôle absorbant de la glande digestive, des appendices de son conduit et du caecum. Ces trois organes participent à l'absorption, mais de manière assez différente :

- dans la glande digestive, l'absorption a lieu essentiellement par pinocytose avec formation de véritables vacuoles digestives ("boules" *pro parte*). De plus, les cellules glandulaires fonctionnent en circuit fermé, la plupart des aliments absorbés étant utilisés au métabolisme des cellules elles-mêmes.

- dans les appendices du conduit de la glande digestive a lieu l'absorption transmembranaire de petites molécules, avec passage rapide dans le sang des aliments absorbés.

- dans le caecum, les 2 processus coexistent, avec toutefois une localisation différente.

4) - Trois phases se succèdent dans le déroulement de la digestion chez *Sepia officinalis* :

- phase digestive ou stomacale (2 h) correspondant à l'attaque mécanique et chimique des aliments dans l'estomac.
- phase absorbante ou caecale (8 à 15 h) au cours de laquelle l'absorption a lieu.
- phase d'élimination ou intestinale (2 h) correspondant à l'élimination des résidus solides de la digestion.

La phase absorbante très longue est la conséquence des modalités primitives de la digestion de la Seiche : la coexistence des fonctions sécrétrices et absorbantes de la glande digestive entraîne des alternances de descente et de montées de substances dans les canaux glandulaires, ce phénomène ralentissant beaucoup les phénomènes digestifs.

THE GASTROPOD FAMILY HYDROBIIDAE REDEFINED :
ATLANTIC HYDROBIIDAE STRESSED

G.M. DAVIS

Department of Malacology
Academy of Natural Sciences of Philadelphia
Pennsylvania 19103 - U.S.A.

The Hydrobiidae *sensu lato* are polyphyletic and include at least two distinct families : Hydrobiidae and Pomatiopsidae. By polyphyletic I mean that these two families do not share an immediate common ancestor. Both families are members of the Rissoacea as seen in the common groundplan of the Rissoacea. Radoman's (1973) superfamily Hydrobioidea of nine families and 11 subfamilies is rejected because he demonstrates no distinct departure from the basic rissoacean groundplan. Radoman's (1973) classification is greatly inflated.

The family Hydrobiidae was previously defined (authors, 1928-1966) on four characters : shell, radula, operculum, penis. I limit the Hydrobiidae to taxe resembling *Hydrobia* on the basis of the four traditional characters, but more importantly, on characters of the female reproductive system, nervous system, mantle cavity structures, coelomic space configuration, and head-foot morphology.

The Hydrobiidae have the following character states : 1) Sperm enter the pallial oviduct at the anterior opening and travel to the bursa copulatrix via a ciliated channel in the pallial oviduct. 2) The ventral channel is created by closure during ontogeny of the open pallial oviduct. 3) The central tooth of the radula has pronounced lateral angles giving the tooth a trapezoidal appearance. 4) The lateral angle supports one or more basal cusps. 5) The penis has one duct. 6) The penis may have pronounced glandular lobes.

The Pomatiopsidae have : 1) Sperm entering the female reproductive system via the spermathecal duct, not the oviduct ; the opening is either at the anterior or posterior end of the mantle cavity. 2) The oviduct does not close during ontogeny ; it develops as a solid core of tissue that later cavitates. The spermathecal duct forms by budding from the bursa copulatrix. 3) The central tooth does not have pronounced lateral angles ; the tooth appears more rectangular. 4) Basal cusps arise from the face of the tooth. 5) The penis has one duct. 6) The penis does not have glandular lobes.

Characters of mantle cavity, nervous system, coelomic space configuration, and head-foot morphology best serve to separate Hydrobiidae and Pomatiopsidae from the Assimineidae.

The Hydrobiidae and the *Alvania* section of the Rissoidae have a common ancestor. It is doubtful that the basal stock of the Rissoidae and Pomatiopsidae have an immediate common ancestor.

The Pomatiopsidae are freshwater, amphibious, or terrestrial. Their distribution is southern continental with an elaboration in Asia, and in North America (one genus, four species). They are of Gondwanian origin. They comprise two subfamilies (Pomatiopsinae and Triculinae) with about 20 genera and about 120 species.

The Hydrobiidae are primarily northern continental, brackish and freshwater. There are few representatives in Africa and Australia ; these few are brackishwater. I have discovered genuine *Hydrobia* in South Africa in lagoons along the Atlantic coast through to the Indian Ocean. Anatomically and ecologically these species are very similar to species of *Hydrobia* in the western Atlantic and in the estuaries of England and Europe. Similarities and differences between these species are discussed.

MORPHOLOGICAL STUDIES OF ATLANTIC CEPHALASPIDEA AND THEIR SIGNIFICANCE TO THE PHYLOGENY OF THE OPISTHOBRANCHIA

T.M. GOSLINER

Department of Zoology
University of New Hampshire - Durham, N.H., U.S.A.

Seventy-eight species of cephalaspidean opisthobranchs were examined, of which thirty-six were found in the Atlantic. The morphology of the shell, mantle complex, digestive system, nervous system and reproductive system was examined within members of eleven families.

It was determined that the Acteonidae are highly modified cephalaspideans which retain an ancestral configuration of the shell and mantle complex. *Ringicula* appears the more closely represent the common ancestor among extant taxa, but has been modified in several aspects of its morphology. Other cephalaspideans possess a mixture of ancestral and derived characteristics. The notaspideans, *Tylodina* and *Umbraculum*, retain primitive reproductive morphology, thus indicating an early divergence from the Cephalaspidea. As all neontological opisthobranchs have undergone some modification, a hypothetical ancestral opisthobranch was constructed. This ancestral opisthobranch possessed a well calcified shell with an elevated spire and an operculum, an anteriorly directed mantle cavity, a streptoneurous nervous system with well separated glanglia, and a monaulic reproductive system with a non-protrusible cephalic penis.

The phylogenetic relationships between various extant opisthobranch taxa are difficult to discern owing to a high incidence of parallel evolution. This fact presents inherent operational problems for phenetic and cladistic phylogenetic analyses.

THE SACOGLOSSAN *VOLVATELLA* IN THE SOUTH ATLANTIC

T.E. THOMPSON

Department of Zoology - Bristol University
Woodland Road - Bristol BS8 1UG - G.B.

The suborder Oxynoacea is the most primitive of the three subdivisions of the living Sacoglossa. They are all found in warm seas, feed upon siphonaceous algae, especially *Caulerpa*, and bear well-developed external shells. The Oxynoidae includes *Oxynoe* and *Lobiger*, which are epifaunal animals but the Volvatellidae and Cylindrobullidae contain little known species which appear to be modified for infaunal burrowing in soft substrata.

A study of *Volvatella* in the vicinity of Cape Town, South Africa, has confirmed that these sacoglossans live out their lives 5 cm or more beneath the surface of intertidal mud, feeding on the root system of *Caulerpa filiformis*. The form of the body is modified for this mode of life, and it is suggested that this is the primitive habitat for the Sacoglossa. *Volvatella* and *Cylindrobulla* show many features in common with the early Bullomorpha, which were frequently burrowing carnivores.

The reproductive system shows an interesting ciliated gutter along both sides of the body ; that on the right side appears to serve for the conduction of eggs during oviposition, so that the term "oviducal groove" introduced for *Cylindrobulla* by Marcus appears to be appropriate. But the contra-lateral gutter cannot at present be explained.

The musculature is remarkable in that a stout transverse muscle is present which it is considered is homologous with the adductor muscle of the bivalved gastropod *Berthelinia*. It functions in *Volvatella* to bring about rhythmic movements of the highly flexible shell. These pulsations of the shell were studied in life and appear to aid the respiratory flow through the mantle cavity. It is probable that the bivalved gastropods arose from sacoglossans very like *Volvatella*.

NORTH ATLANTIC APLYSIOMORPHA (GASTROPODA, OPISTHOBRANCHIA)

A. BEBBINGTON

Department of Science, Bristol Polytechnic
Redland Hill - Bristol BS6 6UZ - G.B.

Collections of the opisthobranch order Aplysiomorpha from the Caribbean and from West Africa are described. The species found in the North Atlantic are listed together with notes on their distribution.

THE NORTH ATLANTIC SPECIES OF *CUTHONA* AND RELATED GENERA

G.H. BROWN

Department of Zoology - Bristol University
Woodland Road - Bristol BS8 1UG - G.B.

Recent suggestions that *Cuthona nana* (Alder and Hancock, 1842) and *Precuthona peachi* (Alder and Hancock, 1848) might be the same species are confirmed. Type specimens of *Cuthona nana* were traced and examined together with abundant material from various localities around the British Isles. *Cuthona nana* is an amphi-Atlantic species but is reported to have a different type of larval development in New England, U.S.A.,to that described for European populations. Detailed morphological comparison of material from both sides of the Atlantic Ocean has not provided any evidence for considering the two populations to be separate species and it is suggested that the divergence in the type of larval development is a result of restricted genetic exchange. *Precuthona divae* Marcus, 1961, from the Pacific coast of America may represent another geographical variant of *Cuthona nana*.

The synonymy of *Cuthona nana* and *Precuthona peachi* is crucial to the discussion about the use of various generic names within the Tergipedidae. Both *C. nana* and *P. peachi* are the type species of their respective genera which must therefore be merged. Phylogenetic relationships within the Tergipedidae need to be better understood if stable nomenclature is to be achieved within the family. A review of the family characteristics and specific modifications suggests an evolutionary series within the Tergipedidae. *Cuthona nana* and the genus *Cuthonella* appear to have retained many primitive features which indicate relationships with coryphellid-like ancestors. The geographical distribution and specialised habitats of these primitive tergipedids may help to explain how then have escaped competition and survived to the present day.

SOME ASPECTS OF THE TAXONOMY AND BIOLOGY OF *CORYPHELLA* SPECIES IN THE BRITISH ISLES

B.E. PICTON

Ulster Museum - Botanic Gardens
Belfast BT9 5AB - N. Ireland

In Britain the genus *Coryphella* is represented by six species which are morphologically very similar and this has given rise to considerable confusion. Alder and Hancock separate six species in their monograph and my own findings agree with this except in the case of *C. gracilis* and *C. smaragdina* which I believe to be synonymous. Much of the confusion of subsequent authors has probably arisen because of the existence of a sixth, apparently undescribed, species in British waters.

The six species can be distinguished by the following characters when alive :

C. pedata : purple hue throughout the body.

C. pellucida : cerata with white capping the entire tips.

C. gracilis : adult size only 12-15 mm, narrow white rings on cerata.

C. verrucosa : adults 25-35 mm, narrow white rings on cerata, rhinophores faintly pink, white line on tail.

C. lineata : white lines on oral tentacles, body and cerata.

C. n.sp. : broad white rings on cerata.

Unfortunately these colour characters are lost on preservation, but preserved specimens may be distinguished by examination of the radula, in all cases except *C. lineata* and *C.* n.sp.

C. pedata : 27-32 rows, central teeth c. 50 μ wide, laterals broad-based with few denticles.

C. pellucida : 27-35 rows, centrals c. 60 μ wide, laterals thin and broad-bases with no denticles.

C. gracilis : 11-13 rows, centrals c. 50 μ wide, laterals with long denticles.

C. verrucosa : 16-21 rows, centrals c. 110 μ wide, laterals slender.

C. lineata : 10-15 rows, centrals about 120 μ wide, laterals broad, and strong.

C. n.sp. : identical to *C. lineata.*

I am unable to find any morphological character on which I can distinguish dead *Coryphella lineata* from the undescribed species. However many of my field observations on large populations of these species indicate that they are two species, even though *Coryphella lineata* does appear to show some polymorphic variation.

THE NEW ENGLAND CORYPHELLIDAE, THE GENUS *CHLAMYLLA* BERGH, 1886 AND THEIR PHYLOGENETIC RELATIONSHIP TO THE HIGHER AEOLIDACEA

A.M. KUZIRIAN

Department of Zoology - University of New Hampshire
Durham, N.H. 03824 - U.S.A.

The suborder Aeolidacea has been postulated to be of monophyletic origin arising from the Dendronotacea (Tardy, 1970). This evolutionary step is thought to be mediated by congeners of the genus *Notaeolidia* Eliot, 1905, while most higher aeolids arose from members of the genus *Coryphella* Gray, 1850 (Odhner, 1939, 1944). This hypothesis is strengthened and the group's polyphyletic origin further refuted when the morphology of the little known congeners of the genus *Chlamylla* Bergh, 1886, is considered. The six species of the New England Coryphellidae demonstrate significant phylogenetic trends of advancement and specialization. This progression to more evolutionarily advanced forms can be traced through changes in their general body shape, radular morphology and reproductive anatomy. Concurrent changes in reproductive strategies and food sources can also be demonstrated. When taken as a whole, the morphology and biology of the New England Coryphellidae lend significant support to the proposed theory that members of this family gave rise to a major portion of the higher Aeolidacea.

VARIATIONS DANS L'EVOLUTION DU TRACTUS GENITAL MALE DES FEMELLES DE GASTEROPODES PROSOBRANCHES GONOCHORIQUES DE STATIONS ATLANTIQUES

C. FERAL

Laboratoire d'Endocrinologie et d'Embryologie expérimentales
U.E.R. Sciences de la Vie - Université, 14032 Caen Cédex

1) - La présence d'un pénis chez les femelles de Gastéropodes gonochoriques a été signalée dès 1962 par Griffith et Castagna chez *Urosalpinx cinerea* L., puis, plus récemment par Blaber (1970) chez *Thaïs lapillus* L., par Smith (1971) chez *Nassarius obsoletus* Say et par Poli et coll. (1970) chez *Ocenebra erinacea* L.

2) - En 1972-73, j'ai étudié des populations de *Thaïs lapillus, Nassarius reticulatus* et *Ocenebre erinacea* par examen de prélèvements mensuels dans deux stations principales : Granville (côte de la Manche) et Arcachon (côte atlantique). Cette étude a montré que ces individus à pénis étaient des femelles fonctionnelles dont la présence dans une population dépendait de la station prospectée (Féral, 1974).

3) - De 1975 à 1978, la prospection a été étendue à d'autres stations des côtes de la Manche et de l'Atlantique, en particulier pour *Ocenebra*. Ces observations ont fait apparaître des variations de la distribution et de la fréquence des femelles à pénis en fonction des stations et des années.

Variations en fonction des stations :

L'absence ou la présence de femelles à pénis dans une population ne se manifeste pas sur toute l'aire de répartition de l'espèce, mais est liée à la station prospectée. Il existe une grande variabilité dans le taux de ces femelles selon les lieux de récolte.

Variations en fonction des années :

On note en 1978 une apparition de femelles à pénis dans certaines stations où elles étaient absentes en 1972, et une augmentation de leur fréquence et de la longueur moyenne des pénis femelles dans celles où le phénomène avait été primitivement observé.

4) - Des hypothèses faisant appel à la génétique de populations ou à l'influence de facteurs d'environnement sont émises pour tenter d'expliquer l'apparition et l'évolution actuelle de cette anomalie de la sexualité chez ces Gastéropodes.

REFERENCES

BLABER, S.J., 1970 - *Proc. Malac. Soc. Lond.*, *39* : 231-233

FERAL, C., 1974 - Thèse de doctorat de Biologie Animale, Caen, 177 p.

GRIFFITH, G.W., et CASTAGNA, M., 1962 - *Chesapeake Sci.*, *3 (3)* : 215-217

POLI, G., SALVAT, B., et STREIFF, W., 1970 - Note préliminaire *Haliotis*, *1 (1)* : 29-30

SMITH, B.S., 1971 - *Proc. Malac. Soc. Lond.*, *39* : 377-378

DEMOGRAPHY AND REPRODUCTIVE MODE IN LITTORINA NERITOIDES AND THE LITTORINA SAXATILIS SPECIES COMPLEX.

by

Roger N. Hughes

Zoology Department, U.C.N.W., BANGOR, Gwynedd, LL57 2UW, U.K.

ABSTRACT: DEMOGRAPHY AND REPRODUCTIVE MODE IN LITTORINA NERITOIDES AND THE LITTORINA SAXATILIS SPECIES COMPLEX.

L. nigrolineata (oviparous) from a moderately sheltered boulder beach and L. rudis (ovoviviparous) from a sheltered saltmarsh had very similar schedules of age specific growth rate and survivorship beyond a shell height of about 4mm. Demographic factors affecting post-juvenile snails are therefore unlikely to be important in selecting for oviparity versus ovoviviparity in this case. The eggs of L. nigrolineata are laid in damp crevices and beneath boulders. The eggs take 1.5-2 months to hatch and will be unable to withstand periods of desiccation. The brooded young of L. rudis are protected from desiccation so that L. rudis is able to colonize more severe habitats, such as saltmarshes or the splash zone on rocky shores which are denied to L. nigrolineata. In more benign habitats the oviparity of L. nigrolineata confers upon it a fecundity 2 orders of magnitude greater than that of L. rudis. L. rudis from the boulder shore contained both ovoviviparous and oviparous snails. The consequent higher fecundity may be a response to population crashes caused by boulder movement during storms.

L. neritoides on a very exposed rock face underwent many months of zero growth. Prolonged calm weather or very rough weather will prevent grazing in the splash-zone. The habitat is very harsh and unpredictable and may be unsuitable for growth for periods of over a year. Broadcasting planktonic larvae increases the probability that some propagules will find patches of habitat temporarily favourable for growth and reproduction.

RESUME : DEMOGRAPHIE ET MODE DE REPRODUCTION CHEZ LES COMPLEXES SPECIFIQUES : *LITTORINA NERITOIDES* ET *LITTORINA SAXATILIS*

L. nigrolineata (ovipare) originaire d'une plage de gros galets modérément abritée et *L. rudis* (ovovivipare) d'une mare littorale abritée, ont montré des tables de vie et de croissance très similaires, jusqu'à une taille de la coquille de 4 mm.

Les avantages sélectifs conférés par les deux modes opposés, oviparité ou ovoviviparité, ont été étudiés. Les oeufs de *L. nigrolineata* sont déposés dans des crevasses humides ou sous les galets. Les oeufs mettent de 1,5 à 2 mois pour éclore et sont incapables de résister à une dessication. Les jeunes de *L. rudis* en incubation sont protégés contre la dessication, aussi *L. rudis* est capable de coloniser des habitats plus contraignants, tels que les mares littorales ou les zones aspergées du littoral rocheux, ce dont n'est pas capable *L. nigrolineata*. Dans les habitats plus favorables, l'oviparité de *L. nigrolineata* lui confère une fécondité deux fois supérieure à celle de *L. rudis*.

L. rudis dans les rivages à galets comporte à la fois des animaux ovovivipares et ovipares. La plus grande fécondité qui en est consécutive, peut être une réponse de la population qui subit des écrasements causés par les galets en mouvement pendant les tempêtes.

L. neritoides sur une face rocheuse exposée subit plusieurs mois de croissance nulle. Des périodes de temps calme prolongées ou du gros temps empêche le broutage sur les zones aspergées. L'habitat, très rude et "imprévisible", peut devenir inadéquat pour la croissance pendant des périodes de plus d'une année. L'émission de larves planctoniques augmente la probabilité que quelques descendants trouvent des parcelles d'habitat temporairement favorable pour la croissance et la reproduction.

INTRODUCTION:

Many theoretical papers have been published on the relative advantages of different life-history strategies and reproductive modes (eg. Stearns 1976, Strathmann 1974, Vance 1973). Most of these theories stress the effects of density dependent versus density independent mortality, juvenile versus adult mortality, or of habitat stability, predictability and patchiness on the evolution of life-histories. The population dynamics of *Littorina rudis*, *L. nigrolineata* and *L. neritoides* were studied for comparison within the theoretical framework. These species were chosen because they show contrasted reproductive modes, yet are closely related so that the reproductive differences are likely to reflect existing selection pressures rather than the mere effects of phylogenetic history or of differences in morphology.

METHODS:

Three beaches were studied: a very sheltered saltmarsh (ordnance survey map reference SH642730) populated by *L. rudis*, a moderately sheltered boulder beach (SH629797) populated by *L. rudis* and *L. nigrolineata* and a very exposed cliff (SH386629) populated by *L. rudis* and *L. neritoides*. Population density and size-frequency structure were estimated at approximately 3-monthly intervals for at least 2 years for each of the five populations. Density was estimated by quadrat-sampling or by mark-recapture depending on the nature of the substratum. Details of the methods will be published elsewhere. Growth rates and survivorships were estimated from mark-recaptures. Fecundities were estimated as follows:- *L. rudis* - sixty snails were collected every 2 weeks and kept in the laboratory on algal-covered stones. The released young were counted and the adults sexed retrospectively. *L. nigrolineata* - ten male and ten female snails were kept in a cage on the beach and the egg masses collected monthly. *L. neritoides* - individual snails were kept in separate tubes with algal-covered stones in the laboratory and the released egg capsules counted weekly.

RESULTS:

Reproduction occurred throughout the year in L. rudis and L. nigrolineata with a peak in June and a lull in August. The June peak of recruitment caused bimodality in the size-frequency distributions of L. rudis, but seasonal fluctutations in spawning of L. nigrolineata were less pronounced so that bimodality did not appear in the size-frequency distributions of this species.

The young of L. rudis were released at a shell height of 0.9mm on the sheltered saltmarsh, 0.7mm on the very exposed cliff and 0.6mm on the moderately exposed boulder shore. Young released at 0.9mm in June took 10 weeks to grow to 4mm in the laboratory.

The boulder shore population of L. "rudis" contained both ovoviviparous and oviparous snails but these were indistinguishable by external features.

Eggs of L. nigrolineata took 1.5-2 months to hatch, depending on prevailing temperatures. The young hatched at a shell height of 0.45-0.5mm. L. neritoides released eggs from January to April.

Growth curves of L. rudis and L. nigrolineata were similar to the von Bertalanffy model except for inflexions caused by seasonal changes in growth rate. Growth rates of sheltered saltmarsh, moderately exposed boulder shore L. rudis and L. nigrolineata were very similar, but the growth rate of the exposed cliff L. rudis was much lower.

L. neritoides did not grow during 1976, probably because of the abnormally hot, dry summer. Growth was resumed in 1977. From growth curves it was estimated that the maximum size of 7mm would be reached in not less than 10 years. Details of the growth curves will be published elsewhere.

Mortality rates were independent of size beyond about 4mm. Beyond this size, mortality rates remained fairly constant throughout the study period except for the boulder shore population of L. "rudis" which was decimated when storms moved the boulders during 1976 and 1978 (Fig. 1c). Annual mortality was about 90% for sheltered saltmarsh L. rudis and L. nigrolineata, 98% for boulder shore L. "rudis" and exposed cliff L. rudis, but only 60% for L. neritoides. Juvenile L. rudis suffered high mortality on the sheltered saltmarsh during the summer, partly due to predation by juvenile shore crabs Carcinus maenas (L.) which were present in large numbers from July to August.

The population density of L. rudis fluctuated annually due to the pulse of recruitment in early summer (Fig. 1a). This was most pronounced on the sheltered saltmarsh but less pronounced on the other shores. The densities of adult snails varied less than an order of magnitude in the sheltered saltmarsh L. rudis and L. nigrolineata (Fig. 1a,d). Larger fluctuations in density occurred in the exposed cliff L. rudis (Fig. 1b) while boulder shore L. "rudis" suffered population crashes during severe storms (Fig. 1c). The population density of L. neritoides remained remarkably steady throughout the study (Fig. 1e).

Life-tables based on growth curves, size-specific mortality rates and size-specific fecundities, were drawn up for L. rudis and L. nigrolineata. These will be published elsewhere. The life-tables provided estimations of net reproductive rate R_o (average number of daughters per female life time) and generation time. The generation time for all populations of L. rudis and L. nigrolineata was 1.5–2 years. R_o was close to 1.0 for the sheltered shore L. rudis and L. nigrolineata, showing that these populations were close to equilibrium. Both these populations had very similar dynamics. R_o was less than 0.07 for the boulder shore L. "rudis", but this proved to be an artefact caused by the presence of oviparous snails in the population. The oviparous snails failed to reproduce in the laboratory and were only detected late in the study, so that mean fecundity was grossly underestimated. R_o was less than 0.003 for the exposed cliff L. rudis, but the life-table data were probably representative of the snails actually sampled. The high mortality observed on the exposed cliff was probably compensated by immigration from sheltered enclaves where survivorship is much higher.

DISCUSSION

The sheltered saltmarsh represents the optimal habitat for L. rudis. Population density was high and remained fairly steady. Growth rates and fecundities were high. Juveniles were released at a relatively large size, possibly to confer competitive advantage.

The exposed cliff is a severe habitat for L. rudis. The splash zone is very extensive but wetting of the rock, necessary for feeding activities, depends on the weather as well as the tides, and long periods of inactivity may result from very calm weather. Very rough weather may also reduce feeding times and increases mortality. Growth rates and survivorship were low. Young were released at a smaller

size than on the saltmarsh. Competition would be less important in such a stressful habitat.

The moderately sheltered boulder beach is favourable for feeding since it is fairly sheltered and so suitable damp rocks depend less on the weather and more on the tides. Growth rates were high, comparable with those at the saltmarsh. The substratum is unstable during equinoxial storms and the population suffers crashes in some years. Mortality is always higher than at the saltmarsh. Some of the snails are oviparous thereby increasing fecundity. Ovoviviparous snails release very small young. Competition is probably very unimportant in such an unstable population.

L. neritoides appears to be a very long lived species adapted to the harsh unpredictable conditions of the high intertidal zone. Long periods unsuitable for feeding may be imposed by dry weather or very rough weather. Growth is sporadic and sexual maturity may be attained after a very variable number of years. Recruitment is from veligers originating from widely dispersed populations.

The broadcasting of planktonic larvae by L. neritoides seems to be an insurance against unpredictable adult habitats which may prevent snails in some populations from growing or reproducing adequately for several years at a time. The planktonic propagules have some chance of colonising temporarily favourable habitats. The selective advantages of planktonic larvae are probably quite different in the low-shore species L. littorea.

The release of crawling young by L. rudis increases juvenile survivorship and competitive ability at the expense of lowered fecundity and potential rate of increase. Brooding the young also protects the egg stage from desiccation, allowing the adult to breed higher in the splash zone or on saltmarshes. L. nigrolineata is confined to lower levels and is never found on saltmarshes. Transplanted adults survived well on the saltmarsh and occasional individuals also remained for several months in the top zone of the boulder shore, suggesting that it is reproduction which is unsuccessful in these other habitats.

The life tables of L. nigrolineata and saltmarsh L. rudis are remarkably similar, both with a generation time of 1.5-2 years and with similar adult survivorships. Theoretical predictions that increased investment per individual off-spring accompanies increased predictability of the environment and increased population stability are not entirely born out by this study. It is clear that many selective pressures are

operating to maintain the diverse reproductive methods of Littorina spp. Habitat unpredictability and harshness probably explain the broadcasting of planktonic larvae by L. neritoides and the decreased size at release of L. rudis from saltmarsh, exposed rock-face, to unstable boulder beach. Population instability may explain the oviparity among L. "rudis" on the boulder beach. However, ovoviviparity appears to allow L. rudis to breed in habitats denied to oviparous snails because of physical stresses. L. nigrolineata is a more robust species than L. rudis and survives better than the latter at lower levels on cliff faces and on boulder beaches where predation and crushing by boulders are severe. At these levels L. nigrolineata is able to lay egg masses and so gain a high fecundity.

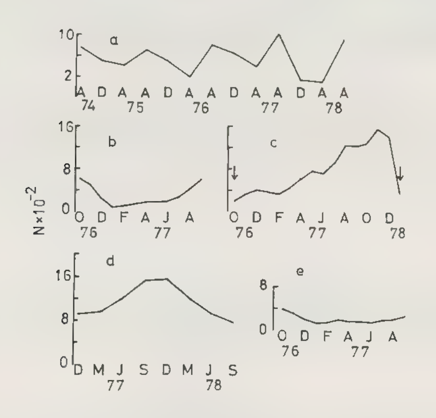


FIGURE I : Relative fluctuations in population size.
(a) - *L. rudis* sheltered saltmarsh showing seasonal fluctuations due to pulse of recruitment in June. Samples include juveniles.
(b) - *L. rudis* exposed cliff.
(c) - *L. rudis* moderately sheltered cobble beach, arrows indicate storms.
(d) - *L. nigrolineata*.
(e) - *L. neritoides*
Samples in (b) - (e) include post-juveniles only.
Note that different sized samples were used in each case, so that the data are not in absolute density.

REFERENCES

STEARNS, S.C. 1976 - Life history tactics : a review of the ideas. Quart. Rev. Biol., 51 : 3-47.

STRATHMANN, R. 1974 - The spread of sibling larvae of sedentary marine invertebrates. Amer. Nat., 108 : 29-44.

VANCE, R.R. 1973 - On reproductive strategies of marine benthic invertebrates. Amer. Nat., 107 : 339-352.

LE CYCLE SEXUEL ET SON CONTROLE ENDOCRINIEN CHEZ QUATRE ESPECES DE MOLLUSQUES LAMELLIBRANCHES

par

Pierre LUBET

Laboratoire de Zoologie
Université - 14032 CAEN-CEDEX

ABSTRACT : THE SEXUAL CYCLE AND ITS ENDOCRINOLOGICAL CONTROL IN FOUR SPECIES OF LAMELLIBRANCHS MOLLUSCS.

Four species of wide geographical range have been studied : *Ostrea edulis L.*, *Aequipecten opercularis L*, *Chlamys varia L.* et *Mytilus edulis L.*
Sexual cycle : *Ostrea edulis* shows a summer cycle. A rest sexual stage takes place from november the end of junuary, gametogenesis starting from february to june. Release of larvae occurs, according to stations, from end of june till october, recruitement depending upon first spawnings.

Sexual cycle *Chlamys varia* can be compared with that of *Ostrea edulis*.

On the contrary, *Mytilus edulis* shows a sexual cycle throughout the year with a rest summer stage and a restart of genital activity in autumn. Ripeness is achieved in january but winter spawnings depend upon temperatures of sea water and only spring spwanings seem to have an importance concerning recruitement.

Several spawnings can be occured between march and june, the last beeing less important than the previous.

Chlamys opercularis shows a wider sexual cycle, the gonads began to mature in february and continued a cycle of maturation and spawning throughout the year. A short rest stage takes place in october and november.

Endocrinological control. Experimental analysis of the action of internal factors on genital activity has been carried out (extirpations, grafts, organ cultures).
Metabolites are necessary in storage tissue, but sexual activity seems to be under the control of neurohormones from the nervous ganglia. Cerebro-pleural ganglia allow the multiplication of the gonia, spermatogenesis and vitellogenesis. The activity of storage tissue is under the control of cerebro-pleural and visceral ganglia. An hypothetic pattern of these actions are given for *Mytilus edulis*, *Ostrea edulis*, *Chlamys varia* and *Chlamys opercularis*.

RESUME :

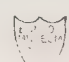
Quatre espèces à vaste répartition géographique sont étudiées : *Ostrea edulis L*, *Aequipecten opercularis L.*, *Chlamys varia L*, and *Mytilus edulis L.*

Cycle sexuel : *Ostrea edulis* présente un cycle estival. Les phénomènes sexuels sont interrompus de novembre à fin janvier, la gamétogenèse se déroule de février à juin. Les émissions de larves, suivant les stations, ont lieu de fin juin jusqu'en octobre, avec une prédominance pour le recrutement des premières émissions.

Le cycle sexuel de *Chlamys varia* peut être comparé à celui d' *Ostrea edulis*.

A l'opposé, *Mytilus edulis* montre un cycle très étalé dans l'année avec un peu de repos sexuel estival et une reprise de l'activité génitale en automne. La maturité est atteinte en janvier mais les pontes d'hiver dépendent de la température de l'eau de mer et seules les pontes de printemps semblent avoir une importance dans le recrutement. Plusieurs pontes peuvent avoir lieu entre mars et juin, les dernières étant moins importantes que les premières.

Chlamys opercularis présente aussi un cycle très étalé dans l'année, les gonades devenant matures en février. Pontes et restauration de la gonade alternent jusqu'en septembre où les animaux entrent alors en repos sexuel. La gamétogenèse repart en novembre.



facteurs internes. L'analyse expérimentale de l'action des facteurs internes sur l'activité génitale a été étudiée (ablations, greffes, cultures d'organes).

La présence de réserves est indispensable mais l'ensemble des phénomènes semble sous le contrôle des neurohormones des ganglions nerveux. Les ganglions cérébroïdes permettent la multiplication des gonies, la spermatogenèse et la vitellogenèse. Le contrôle des activités du tissu de réserve est sous la dépendance des ganglions cérébroïdes et viscéraux. Une interprétation provisoire de ces actions est donnée pour *Mytilus edulis, Ostrea edulis, Chlamys varia* et *Chlamys opercularis*.

INTRODUCTION :

Les recherches effectuées sur le contrôle endocrinien du cycle sexuel des Lamellibranches sont rares et les résultats fragmentaires n'ont permis jusqu'ici que d'élaborer des hypothèses de travail. Une revue des travaux antérieurs a été donnée par LUBET (1966-1974). Depuis cinq années, nous nous sommes efforcé d'étudier ce problème en mettant en oeuvre de nouvelles techniques expérimentales (cultures d'organes). Plusieurs espèces marines à vaste répartition géographique ont été choisies : *Mytilus edulis L., Ostrea edulis L., Crassostrea gigas Th., Chlamys varia L.,* et *Chlamys opercularis L.* En effet, il est facile de se procurer de grandes quantités de ces animaux en Bretagne et Normandie et les cycles sexuels annuels de ces bivalves présentent entre eux des différences intéressantes.

CYCLE SEXUEL

Ces espèces présentent soit des cycles courts (huîtres, *Chlamys varia*), soit des cycles longs (*Mytilus edulis* et *Chlamys opercularis*) (LUBET et CHOQUET, 1971).

1. Espèces tachytictiques

Il existe un repos sexuel hivernal puis une activité génitale printanière et estivale.

a) *Ostrea edulis L.*

Le cycle sexuel annuel est bien connu sur les côtes atlantiques depuis les travaux de MARTEIL (1960) sur les populations du Morbihan. Nous avons étudié le comportement des populations de la région de St-Vaast la Hougue. Après une période de repos sexuel allant de fin octobre à février caractérisée par un important développement du tissu de réserve (cellules vésiculeuses ou de Leydig), la gamétogenèse reprend fin février-début mars. La gonade est mature, suivant les stations, en juin (Arcachon, Morbihan) ou en juillet (Normandie) Une restauration partielle de la gonade peut avoir lieu après la première ponte ou spermiation, quelquefois avec changement de sexe de l'individu. Cela conduit à des émissions partielles moins importantes que la première. L'activité génitale s'arrête en septembre-Octobre. Dans les régions les plus chaudes de l'aire de répartition de l'espèce (Arcachon, Espagne, Méditerranée) il n'est pas rare de constater une émission tardive de larves fin septembre, début octobre, alors que ce fait est exceptionnel en Normandie.

b) *Chlamys varia L.*

LUBET (1959) à Arcachon et La Rochelle, LUCAS (1965) à Brest, ont étudié ce cycle sexuel dont les séquences diffèrent peu de celles de l'huître plate. Ces résultats sont confirmés par les expériences de captage de naissain réalisées récemment par LATROUITE (1978) à Quiberon et par BUESTEL et al. (1978) en rade de Brest.

La période de repos sexuel se situe entre octobre et février, la gamétogenèse se poursuivant de mars à mai. Les animaux ont atteint la maturité et entre juin et septembre,

on peut mettre en évidence plusieurs pontes ou spermiations suivies par la restauration partielle de la gonade.

Il faut noter que chez cette espèce, il n'existe pas de tissu de réserve vésiculeux. Selon ANSELL (1974), les métabolites nécessaires à l'édification de la gonade proviendraient essentiellement des réserves accumulées dans le muscle adducteur.

2. Espèces bradyctiques

La saison de ponte est très étalée dans l'année.

a) *Mytilus edulis L.*

Le cycle sexuel est bien connu sur les côtes atlantiques de la France (LUBET, 1959-1971), du Royaume Uni ou de l'Irlande (SEED,1976). Pour les stations intertidales, la période de repos sexuel se situe entre juillet et octobre (Stade O, Lubet 1959). Après une période de restauration des tubules de la gonade (Stade I) et une intense gamétogenèse (Stade II, Novembre et décembre), la maturité sexuelle est atteinte en janvier (Stade III_A). Si la température est supérieure à 7-8°C, la ponte peut se produire (Stade III_B). Dans ce cas la restauration de la gonade s'effectue rapidement (Stade III_C) et conduit à une nouvelle maturité sexuelle (Stade III_A). La principale émission de gamètes a lieu fin mars. Elle est suivie par des émissions plus faibles jusqu'en juin, la restauration de la gonade étant de plus en plus incomplète.

Le tissu de réserve jour un rôle fondamental dans l'activité génitale en libérant les métabolites nécessaires à la gamétogenèse (LUBET et al., 1976) et se lyse progressivement au cours du cycle sexuel (HOUTTEVILLE, 1974). Un nouveau tissu de réserve se forme progresà partir de granulocytes.

b) *Chlamys opercularis L.*

En l'absence totale de données cytologiques sur le cycle sexuel de cette espèce, nous avons entrepris en collaboration avec C. ALLARAKH, l'étude du cycle annuel du pétoncle blanc (queen scallop) récolté en rade de Brest.

La période de repos sexuel est assez brève (octobre-novembre). L'organisation de la gonade disparaît et il ne subsiste que quelques gonocytes rappelant les protogonies des juvéniles. La gonade se reconstitue en novembre, la zone femelle se différenciant avant la zône mâle, comme chez les juvéniles. La maturité sexuelle est atteinte en février-mars. Comme l'a signalé MASON (1978), pontes et restaurations alternent jusqu'à la fin septembre, les émissions printanières et estivales étant plus faibles que celles de la fin de l'été et du début de l'automne qui conduisent à une vidange totale des gonades et au stade de repos sexuel.

Ce cycle est comparable à celui de *Pecten maximus* décrit par MASON (1958). Par ailleurs, les réserves nécessaires à l'activité génitale semblent provenir aussi du muscle adducteur (ANSELL 1974-1977).

DETERMINISME ENDOCRINIEN

Un essai d'analyse expérimentale du contrôle endocrinien du cycle sexuel avait déjà été tenté (LUBET, 1959-1962) en utilisant des techniques d'ablations des ganglions nerveux. En effet, de nombreuses cellules neurosécrétrices sont présentes dans les ganglions cérébropleuraux et viscéraux ; cellules dont l'activité sécrétoire présente un cycle qui paraît se superposer à celui de l'activité sexuelle (LUBET, 1959 , ANTHEUNISSE, 1963, NAGABHUSHANAM 1962). Toutefois, les résultats obtenus n'ont jamais été vraiment satisfaisants bien qu'ils suggèrent un contrôle du cycle sexuel par les ganglions cérébropleuraux.

Nous avons repris cette étude à l'aide de la technique de cultures d'organes isolés ou associés développée chez les gastéropodes par STREIFF (1966) et dont les premiers résultats obtenus chez les Lamellibranches semblaient prometteurs (HOUTTEVILLE & LUBET, 1974).

L'explant de gonade, en cours de gametogenèse, est cultivé isolé ou associé à des ganglions nerveux autologues ou hétérologues sur milieu solide de STREIFF modifié par LE GALL (1974). Chez la moule et les huîtres l'explant renferme toujours du tissu de réserve entre les tubules de la gonade. Chez les Pectinidés, il n'en existe pas ; nous avons alors associé dans certaines cultures, un fragment de muscle adducteur à l'explant gonadique.

1. *Mytilus edulis*

Ces recherches entreprises en collaboration avec M. MATHIEU ont été effectuées à partir d'environ 300 cultures de gonades femelles et mâles en cours de gamétogenèse.

a) Mâles :

La spermatogenèse de l'explant cultivé isolé s'arrête complètement. Quelques spermatogonies sont encore bien conservées mais les mitoses spermatogoniales disparaissent. La division hétérotypique de la méiose peut commencer mais la prophase s'arrête au stade pachytène. Le noyau devient pycnotique et les spermatocytes I forment des amas nécrotiques. Les spermatocytes II se lysent également. La spermiogenèse est absente et il est vraisemblable que les spermatozoïdes observés dans l'explant après la culture sont ceux qui existaient avant l'extirpation.

Les résultats obtenus sont les mêmes si l'explant est cultivé associé à des ganglions viscéraux homologues ou hétérologues (*Mytilus galloprovincialis*).

La spermatogenèse se maintient pendant la durée de la culture si l'explant est associé à des ganglions cérébro pleuraux autologues ou hétérologues.

b) Femelles :

Les résultats sont superposables.

L'ovogenèse de l'explant cultivé isolé s'arrête complètement. Les ovogonies sont bien conservées mais ne se multiplient pas. Il se forme quelques ovocytes en prévitellogenèse mais ceux-ci n'évoluent pas et dégénèrent. La vitellogenèse est arrêtée, les ovocytes en cours de vitellogenèse se lysent.

L'association de l'explant à des ganglions viscéraux homologues ou hétérologues donne les mêmes résultats.

Par contre, l'association de l'explant à des ganglions cérébropleuraux homologues ou hétérologues montre une ovogenèse normale avec une bonne vitellogenèse.

2. *Ostrea edulis et Crassostrea gigas Th.*

Les résultats obtenus chez ces deux espèces diffèrent des précédents (moule) par un point fondamental. Ici, les ganglions cérébroïdes, de très petite taille, ne semblent exercer aucune action endocrinienne sur la gonade ; les ganglions cérébroïdes au contraire, maintiennent la gamétogenèse des explants mâles ou femelles, en culture, alors que celle-ci ne s'effectue pas dans les explants isolés.

Par ailleurs, si la gonade d'huître est cultivée associée aux ganglions cérébroïdes de moule en activité sexuelle, la gamétogenèse est maintenue alors qu'elle s'arrête quand l'explant est associé aux ganglions viscéraux de moule.

Enfin, l'ovogenèse est maintenue en culture en associant l'explant d'huître avec des ganglions cérébropleuraux de moule mâle et inversement la spermatogenèse par association avec des ganglions cérébropleuraux de moules femelles.

3. *Chlamys varia L.* et *Chlamys opercularis L.*

Les premières investigations effectuées sur ce matériel, en collaboration avec C. ALLARAKH montrent que le comportement en culture des explants de gonades ressemble beaucoup à celui des moules. Toutefois, ces cultures s'avèrent beaucoup plus difficiles à réaliser chez les Pectinidés que chez les autres bivalves.

Des résultats ont été obtenus en associant à l'explant les ganglions cérébro pleuraux, un fragment de bord du manteau et un fragment de muscle adducteur. Le rôle exercé par ce dernier explant reste encore à préciser.

DISCUSSION et CONCLUSIONS

Les résultats expérimentaux exposés ci-dessus permettent de formuler les hypothèses suivantes :

- les ganglions cérébropleuraux des bivalves étudiés (à l'exception de ceux des Ostreidés) sont indispensables au déroulement normal de la gamétogenèse. Leur action s'exercerait par l'intermédiaire d'une (ou plusieurs) substance(s) provenant, selon toute vraisemblance, des cellules neurosécrétrices. En effet, le cycle de ces cellules semble se superposer avec le cycle sexuel (LUBET,1959-1966 ; NAGABHUSHANAM,1962 ; ANTHEUNISSE, 1963).

- La ou les substances secrétées par les ganglions cérébropleuraux agiraient pour permettre les mitoses goniales, le déroulement de la méiose au cours de la spermatogenèse et la vitellogenèse.

Il est encore difficile de préciser si ces neurohormones agissent directement sur la lignée germinale ou par l'intermédiaire d'un relai qui secréterait à son tour des substances hormonales.

En effet,beaucoup d'explants de gonades de moules ou d'huîtres renferment entre les tubules gonadiques un abondant tissu de réserve et de nombreuses cellules sanguines. Toutefois nous avons pu observer dans de nombreuses cultures effectuées au moment où le tissu de réserve est pratiquement absent, que les résultats obtenus étaient les mêmes que pour les cultures réalisées avec des explants riches en tissu de réserve. Cet argument serait donc en faveur d'une action directe des neurohormones sur la lignée germinale.

Par ailleurs, nous avons montré (HOUTTEVILLE & LUBET, 1974 ; LUBET et al. 1976) que les ganglions cérébropleuraux de la moule favorisaient la lyse du tissu de réserve et la libération des métabolites nécessaires à la gamétogenèse alors que l'effet inverse, la synthèse des produits de réserve, était accélérée par l'action endocrinienne des ganglions viscéraux.

- chez les Ostreidés étudiés, les ganglions cérébropleuraux très réduits, ne semblent exercer en culture aucune action endocrinienne ; ceci est peut être en rapport avec la disparition du pied au moment de la métamorphose. Les ganglions viscéraux assurent le maintien et l'évolution de la lignée germinale. Ce fait est à rapprocher de résultats expérimentaux obtenus antérieurement (LUBET, 1959-1966). L'ablation bilatérale des ganglions cérébropleuraux chez la moule, n'entraîne jamais que des perturbations temporaires au niveau de la lignée germinale. Bien que ces ganglions ne régénèrent pas, la vicariance pourrait être assurée par les ganglions viscéraux qui maintiendraient seuls ou avec les ganglions pédieux, l'activité

sexuelle.
- L'action exercée par les ganglions cérébropleuraux n'est pas spécifique puisque les ganglions de moule prélevés en période d'activité sexuelle permettent la conservation et l'évolution de la lignée germinale de *Crassostrea gigas et d'Ostrea edulis*.

En conclusion, le contrôle endocrinien du cycle sexuel annuel des bivalves dépend à la fois des neurohormones sécrétées par les ganglions cérébropleuraux et viscéraux.

La restauration de la gonade, la gamétogenèse et l'acquisition de la maturité génitale seraient contrôlées par les neurohormones cérébropleurales (ou viscérales chez les Ostreidés) qui permettraient l'évolution de la lignée germinale et la libération des réserves indispensables à la gamatogenèse.

L'arrêt du cycle et la période de repos sexuel seraient sous la dépendance de neurohormones viscérales qui favoriseraient la restauration du tissu de réserve et les synthèses qui s'y déroulent (accumulation de glycogène, lipides, protides).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANSELL, A.D., 1974 - Seasonal changes in biochemical composition of the bivalve *Chlamys septemradiata* from the clyde Sea Area. *Mar. Biol.*, 25 : 85-99.

ANSELL, A.D., 1977 - The adenosine triphosphate content of some marine bivalve molluscs. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 28 : 269-283.

ANTHEUNISSE, L., 1963 - Neurosecretory phenomena in the zebra mussel *Dreissena polymorpha* Pallas. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 3 : 680-681.

BUESTEL, D., MUZELLEC, M., BERGERE, A, 1978 - Captage de naissain de pétoncles noirs (*Chlamys varia*) en Rade de Brest. *Pectinid workshop* (CNEXO) : 1 - 24.

HOUTTEVILLE, P., 1974 - Contribution à l'étude cytologique et expérimentale du cycle du tissu de réserve chez la moule *Mytilus edulis L.* Thèse 3ème cycle CAEN, 1-98, 32 pl.

HOUTTEVILLE, P. et LUBET., 1974 - Analyse expérimentale, en culture organotypique, de l'action des ganglions cérébroïdes et viscéraux sur le manteau de la moule mâle, *Mytilus edulis* L. *C.R. Acad.Sci. Paris* , 278 : 2469-2472.

HOUTTEVILLE, P. et LUBET, P., 1974 - The sexuality of Pelecypods Molluscs, in *"Intersexuality in the animal Kingdom"*. Edited by R. REINBOTH - *Springer-Verlag* : 179-187.

LATROUITE, D., 1978 - Captage de *Chlamys varia* en Baie de Quiberon (Bretagne sud). Résultats de 1976 et 1977. *Pectinid workshop* (CNEXO) : 1-16.

LE GALL, S., 1974 - Déterminisme de la morphogenèse et du cycle du tractus génital mâle externe chez *Crepidula fornicata* Phil. Thèse Doc.Sc.Nat. CAEN : 1-267, 29 pl.

LUBET, P., 1959 - Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés (Moll.Lamellibranches). *Rev .Trav.Inst.Pêches Mar. Paris*, 23 : 387-458.

LUBET, P., 1966 - Essai d'analyse expérimentale des perturbations produites par les ablations de ganglions nerveux chez *Mytilus edulis* L. et *M.galloprovincialis* LMK. *Ann. Endocrinology, Paris*, 27 : 353-365.

LUBET, P., 1976 - Ecophysiologie de la reproduction chez les mollusques lamellibranches. *Haliotis*, 7 : 49-55

LUBET, P. et CHOQUET, C., 1971 - Cycles et rythmes sexuels chez les Mollusques bivalves et gastéropodes. *Haliotis*, 1(2) : 129-149.

LUBET, P., HERLIN, P., MATHIEU, M. et COLLIN, F., 1976 - Tissu de réserve et cycle sexuel chez les Lamellibranches. *Ibid* , 7 : 59-62.

LUCAS, A., 1965 - Recherches sur la sexualité des Mollusques bivalves. *Bull. Biol. France Belgique*, 99 : 115-247.

MARTEIL, L., 1960 - Ecologie des huîtres du Morbihan *Ostrea edulis* L. et *Gryphaea angulata* Lmk. *Rev.Trav.Inst.Pêches marit., Paris*, 24(3) : 335-446.

MASON, J., 1958 - The breeding of the scallop, *Pecten maximus* L. in Manx waters. *J. mar.biol. Ass. U.K.*, 37 : 653-671

MASON, J., 1978 - Growth and spawning in the Pectinid *Chlamys opercularis* in relation to temperature and phytoplancton concentration. *Marine Biology*, 47 : 277 - 285

NAGABHUSHANAM, R., 1962 - Neurosecretion in the Oyster *Crassostrea virginica*. *Indian J. Exp. Biol.*, 1 : 161-162.

SEED, R., 1976 - Ecology in " *Marine mussels : their ecology and physiology*. Edited by B.C. BAYNE. *Cambridge Univ.Press* : 13-66.

L'EFFORT DE REPRODUCTION DANS LA STRATEGIE DEMOGRAPHIQUE DE SIX BIVALVES DE L'ATLANTIQUE

par

Albert LUCAS[*], Jorge CALVO[**] et Marc TRANCART[***]

[*] *Laboratoire de Zoologie*
Faculté des Sciences & Techniques - 29283 BREST Cedex

[**] *Instituto de Biologia Marina y Pesquera*
San Antonio Oeste - Rio Negro, ARGENTINE

[***] *Centro Nacional Patagonico. Puerto Madryn. Chubut. (ARGENTINE)*
Adresse actuelle : Station Marine d'Endoume - 13007 MARSEILLE

SUMMARY : REPRODUCTIVE EFFORT IN 6 ATLANTIC BIVALVE SPECIES.

The following quantitative indices are defined :

- F 100 : Total egg number (in millions) released per year by 100 sexual individuals representative of the population.
- R 100 : Total quantity of energy used per year to form the gametes (10^3 calories)by 100 sexual individuals representative of the population.
- ICGS (Caloric gameto - somatic index) : gamete/soma ratio in calories (%).

Mytilus edulis and *M. platensis* are gonochoric ; the former is quite fecond (F 100 = 1089, R 100 = 855, ICGS = 217), in contrast to the latter (F 100 = 292, R 100 = 70, ICGS = 22).

Chlamys opercularis and *C. tehuelcha* are simultaneous hermaphrodites with intense reproduction (F 100 = 557 and 950).

Ostrea edulis and *O. puelchana* are protandric successive hermaphrodites with a dominant female phase (95 % of the population). The energy expenditure on male gametes is much reduced, contrary to that of *Mytilus* and *Chlamys*. *Ostrea* spp. are larviparous, which accounts for the economy in reproductive effort.

RESUME :

Les indices quantitatifs suivants sont définis :

- F 100 : Nombre total d'oeufs (en millions) pondus par an par 100 individus sexués représentatifs de la population.
- R 100 : Quantité totale d'énergie (10^3 calories) dépensée par an pour les gamètes par 100 individus représentatifs de la population.
- ICGS (Indice calorique gamèto-somatique) : rapport gamète/soma en calories (%).

Mytilus edulis et *M. platensis* sont gonochoriques. La première est très féconde (F 100 = 1089, R 100 = 855, ICGS = 217), la seconde beaucoup moins (F 100 = 292, R 100 = 70, ICGS = 22).

Chlamys opercularis et *C. tehuelcha* sont hermaphrodites simultanés. Reproduction intense (F 100 = 557 and 950).

Ostrea edulis et *O. puelchana* sont hermaphrodites successifs protandres. Phase femelle dominante (95 % de la population). Dépense en produits mâles très réduite contrairement aux *Mytilus* et *Chlamys*. Larvipares, d'où économie dans l'effort de reproduction.

INTRODUCTION :

La notion d'effort de reproduction, c'est-à-dire, la part relative du budget énergétique qui est utilisée pour la reproduction par une population, a été défini par WILLIAMS (1966). Cette notion s'intègre dans le concept de stratégie démographique, élaboré par Mac ARTHUR & WILSON (1967) et développé par divers auteurs, notamment PIANKA (1970), CALOW (1973), GOODMAN (1974), BARBAULT (1976), JONES (1976).

Les méthodes d'étude de la stratégie démographique s'appliquent normalement à des populations naturelles non exploitées, car elles servent à définir une "adaptation démographique" (BOURLIERE & LAMOTTE, 1977) dans le cadre de la sélection naturelle. Cette restriction explique que des études complètes sur la stratégie démographique des Bivalves, n'aient pas été réalisées car la plupart des espèces littorales sont exploitées par l'homme.

Pour la présente étude, nous avons pu trouver pour 5 espèce, des populations qui n'étaient pas exploitées. Pour la 6ème espèce, *Chlamys opercularis*, la population étudiée est soumise à une exploitation par pêche. Nous l'avons cependant intégrée à notre étude, car l'exploitation est limitée, contrôlée et stable depuis plusieurs années, ce qui a abouti à un état d'équilibre.

Manquant d'informations sur la croissance et la mortalité, il ne nous a pas été possible de réaliser une étude complète de stratégie démographique. Notre travail doit s'interpréter comme une étude quantitative de la reproduction qui apporte divers éléments (bilans énergétiques, taux de fécondité) qui sont à prendre en compte pour caractériser l'intensité de reproduction dans les 6 populations de Bivalves qui ont été retenues.

MATERIEL ET METHODES

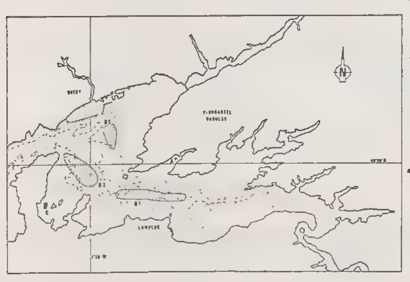
1. Les espèces étudiées :

Les 6 espèces sont grégaires et littorales. Trois d'entre elles qui sont réparties dans le Nord-Est de l'Atlantique ont été étudiées en Bretagne, plus précisément en rade de Brest. Ce sont : *Mytilus edulis*, *Chlamys opercularis* et *Ostrea edulis*. La figure 1 donne la localisation des populations.

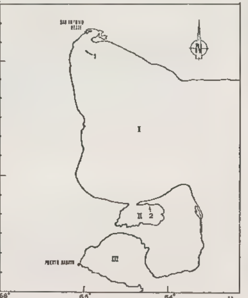
Les trois autres, qui vivent dans le Sud-Ouest de l'Atlantique, ont été étudiées en Patagonie, plus précisément dans le Golfo San Matias et le Golfo San José. Ce sont : *Mytilus platensis*, *Chlamys tehuelcha* et *Ostrea puelchana*. La figure 2 donne la localisation de ces populations.

Ainsi, pour chacun des 2 sites de l'Atlantique, il y a une moule (*Mytilus*), un pétoncle (*Chlamys*) et une huître (*Ostrea*).

Les modes de reproduction dans les 3 genres de Bivalves sont différents : gonochorisme pour *Mytilus*, hermaphrodisme simultané pour *Chlamys*, hermaphrodisme successif pour *Ostrea*. En outre, les deux premiers sont ovipares, le dernier larvipare.



Bretagne :Rade de Brest. A *Mytilus edulis* Oberlah. B *Chlamys opercularis* ; 1 Banc de Lanvéoc ; 2 Banc Nord Ile Longue ; 3 Banc "Grande rade" ; C Kelern : *Ostrea edulis*.



Patagonie :I Golfo san Matia. II Golfo san José. III Golfo nuevo. 1 *Ostrea puelchana*. 2 San Roman : *Mytilus platensis* & *Chlamys tehuelcha*.

2. Les méthodes de mesure

a) Mesures pondérales

Les poids humides et les poids secs des divers organes ont été déterminés avec une précision de 10^{-2} ou 10^{-3} selon l'ordre de grandeur des organes. La dessication des organes a été réalisée à l'étuve à 60°C jusqu'à obtention d'un poids constant.

b) Calcul de la densité

La densité des gonades a été calculé pour déterminer leur volume, à partir de leur poids. En effet, les mesures directes des volumes des corps solides sont très imprécises, alors que leurs pesées peuvent être très précises (voir ci-dessus).

La densité n'a pas été déterminée selon la méthode classique du pycnomètre, en raison de sa forte marge d'erreurs (des phénomènes osmotiques se produisent au cours des manipulations). Elle a été établie indirectement en utilisant des solutions salines titrées où ont été plongées les gonades fraîches. Quand l'équivalence de la densité de la gonade à celle du liquide a été constatée, la densité du liquide a été mesurée au densimètre à $\pm 10^{-3}$ unité.

c) Valeurs caloriques

Les valeurs caloriques de divers organes ont été établies par microcalorimétrie grâce à l'utilisation d'une micro-bombe Phillipson. Les échantillons mesurés étaient constitués de 10 à 15 mg de matière sèche. En général, il y a eu 2 à 3 mesures par exemplaire. Après combustion, le poids des cendres a été mesuré, ce qui a permis d'exprimer les résultats sous 2 formes : en cal./g/mat. sèche et en cal./g/mat. sèche sous cendre : seule la première expression a été retenue pour l'exposé des résultats. Nous donnons ici ces résultats (Tableau 1), car ils nous serviront à diverses reprises dans les chapitres suivants.

		MYTILUS		*CHLAMYS*		*OSTREA*	
		EDULIS	*PLATENSIS*	*OPERCULARIS*	*TEHUELCHA*	*EDULIS*	*PUELCHANA*
Pour 1 g de Mat. sèche	SOMA	4 514	5 021	4 344	4 919	4 174	5 144
	GONADE ♂	4 309	4 722	4 316	4 528		
	GONADE ♀ ou OEUFS	4 709	5 441	4 507	5 356	6 171	5 246

TABLEAU 1 : Equivalents caloriques de divers organes chez les 6 espèces étudiées.

3. Expression de l'effort de reproduction

L'effort de reproduction s'exprime par le rapport entre le poids (ou valeur calorique) des gamètes émis et le poids (ou valeur calorique) des tissus somatiques.

Chez les Bivalves, il existe une première difficulté : la présence de la coquille. Celle-ci fait partie des tissus somatiques, mais elle a un métabolisme particulier où la formation de calcaire est prépondérante, ce qui conduit à des poids importants par accumulation. Le poids de la coquille n'est donc pas comparable, sur le plan énergétique, au poids de chair, que ce soit du soma ou de la gonade.

De plus, on ne peut pas calculer l'équivalent calorique de la coquille par les mêmes méthodes que pour la chair, en raison de l'abondance excessive des cendres. C'est pourquoi, nous n'avons pas inclus les coquilles dans nos calculs.

Cette façon d'opérer est habituelle en Malacologie, mais nous sommes conscient que c'est une lacune, puisque l'énergie dépensée pour le métabolisme de la coquille n'est pas pris en compte.

En conséquence, l'effort de reproduction a été exprimé grâce à l'Indice Calorique Gaméto-Somatique suivant :

$$ICGS = \frac{\text{valeur calorique des gamètes émis} \times 100}{\text{valeur calorique du soma (sauf coquille)}}$$

Ce rapport est établi à partir d'une émission complète de gamètes, aussi bien pour les mâles que pour les femelles. Il est calculé pour chaque classe de la population, dans la mesure du possible.

Le calcul de l'ICGS est précédé de celui de l'Indice Pondéral Gaméto-Somatique

$$IPGS = \frac{\text{poids sec des gamètes émis} \times 100}{\text{poids sec du soma (sauf coquille)}}$$

Le poids sec du soma est mesuré sur des animaux après émission.

Le poids sec des gamètes émis a été mesuré soit directement (Ex. : huîtres) soit indirectement par différence entre le poids sec des animaux avant et après émission (Ex. : Moules, Pétoncles). Dans certaines circonstances, nous avons eu recours à d'autres méthodes comme on le verra plus loin.

D'autre part, nous avons estimé nécessaire, d'évaluer en valeur absolue, la quantité d'énergie utilisée pour la reproduction, d'où l'indice suivant :

R 100 : quantité totale d'énergie (exprimée en 10^3 cal.) utilisée par an pour la reproduction par 100 individus sexués représentatifs de la population étudiée.

4. Expression de la fécondité

Dans les calculs de fécondité, nous n'avons pas tenu compte des ovocytes formés (fécondité potentielle) mais seulement des ovocytes émis (fécondité effective). En effet, les ovocytes non émis sont récupérés par les tissus somatiques : ils constituent donc, de ce point de vue, un mode de stockage énergétique équivalent à celui des produits de réserve. Dans ces conditions, nous avons défini l'indice suivant :

F 100 = nombre total d'ovocytes, exprimés en millions, pondus par an par 100 individus sexués représentatifs de la population étudiée.

LES MOULES (*Mytilus*)

La population étudiée en rade de Brest, appartient à *Mytilus edulis* L., car nous avons pris soin de la distinguer des populations de *Mytilus galloprovincialis* également présentes en Rade de Brest.

De nombreuses publications ont été consacrées à la reproduction de *M. edulis* en Europe. Pour les populations des côtes de France, on se reportera aux travaux de LUBET (1959, 1973). Sur la reproduction de *M. platensis* on doit citer CASTELLANOS (1962) et PANCHASZADETH (1971).

1. *Mytilus edulis* L.

a) Caractéristiques de la population

Population fixée naturellement sur les cordages et flotteurs des "cages à saumons" localisées dans l'anse de l'Oberlah en Rade de Brest. Agée d'environ 1 an en avril 1978. L'étude a eu lieu de septembre 1977 à septembre 1978. Elle concerne successivement les classes I et II, mais notre étude n'est généralisable qu'à la classe II.

La densité était très forte, certaines moules recouvrant d'autres. Selon leur position, les moules ont eu une croissance variable : de l'ordre de 20 mm/an pour celles du dessous, de 50 mm/an pour celles du dessus.

b) Caractéristiques de la reproduction

En Rade de Brest, *M. edulis* se reproduit toute l'année à l'exception d'une période de repos sexuel de 1 mois à 1 mois 1/2 entre septembre et novembre (les dates variant selon les années). De novembre à septembre, le nombre d'émissions a varié selon les individus. Elles ont été rares et incomplètes en hiver, fréquentes au printemps, plus espacées en été. Pour l'ensemble de la population, on a estimé que dans la période considérée, il y a eu 6 émissions plus ou moins complètes, correspondant à 3 émissions complètes.

La sexualisation apparait très tôt dans cette population : à partir de 2-3 mois pour certains individus, la quasi-totalité de la population étant sexuée à 9 mois. Le sex-ratio, assez variable selon les lots, est en moyenne de 50 %.

c) Effort de reproduction

Parmi les émissions étudiées, nous avons retenu celle de septembre 1978, qui a été totale et qui peut donc servir de référence pour la classe II. Les tableaux 2 et 3 résument les résultats. On en déduit le R 100, en tenant compte des valeurs du tableau 1 et du fait que la population monoclasse était entièrement sexuée avec un sex-ratio de 50 % et qu'elle a subi 3 émissions complètes.

$$R\ 100 = 3\ \frac{(2\ 533 + 3\ 167)}{2} .\ 100 = 855.10^3 \text{ cal.}$$

De même, F 100, compte tenu du fait que 50 % des individus étaient femelles :

$$F\ 100 = 7{,}26.10^6 . \frac{50}{100} .\ 3\ .\ 100 = 1\ 089.10^6 \text{ ovocytes/an}$$

2. *Mytilus platensis* D'Orb.

Banc naturel, non exploité, infralittoral (5 - 15 m de profondeur) localisé à San Roman dans le Golfo San José, Nord de la Patagonie, Argentine (Fig. 2). Tous les individus de la population appartenaient à la classe II (taille : 3,8 à 7,1 cm de longueur de coquille , moyenne 5,25 cm en octobre 1977).

La sexualisation apparait avant 1 an. Le sex-ratio est voisin de 50 %. La reproduction a été étudiée d'août 1976 à janvier 1978. Le cycle sexuel se résume ainsi : de janvier à mars, repos sexuel ; d'avril à juin, maturation ; de juillet à décembre, état de maturité avec 2 pontes plus ou moins partielles, l'une en août (hiver austral), l'autre en décembre.

Les émissions d'août 1978 et de décembre 1978 ont été suivies séparément. Mais les relations pondérales avant et après émission n'ont pu être établies de façon systématique. Cependant, les lacunes des mesures pondérales ont été supplées par des études quantitatives sur coupes histologiques réalisées avant et après émission, en août et en décembre. Cette technique a seulement pu être utilisée pour les femelles. Faute de place, le détail des calculs ne peut être fourni : on trouvera les résultats finaux dans le tableau 8.

LES PETONCLES (*Chlamys*)

Sur la population de *Chlamys opercularis* en Rade de Brest, une note a été publiée sur la structure démographique (DUFF, 1975) et plusieurs études (non publiées) sont en cours sur la reproduction (ALLARAKH, BUESTEL, LUCAS). Sur *C. tehuelcha* du Golfo San Jose, les études démographiques (ORENSANZ) et de reproduction (LASTA & CALVO) sont également inédites. CHRISTIENSEN & al. (1973) ont étudié la fécondité de l'espèce dans le Golfo San Matias, et OLIVIER & al. (1971) sa biologie.

1. *Chlamys opercularis* L.

a) Caractéristiques de la population

Population répartie en Rade de Brest en 3 bancs infralittoraux de 5 -10 m de profondeur (Figure 1). Ces bancs naturels sont exploités d'octobre à mars par une pêche artisanale règlementée. Les récoltes pour étude ont été faites par dragage.

La structure de la population a été établie sur échantillonnage au mois de mai ; c'est-à-dire après la campagne de pêche. Le tableau 4 en donne les résultats globaux.

b) Caractéristiques de la reproduction

C. opercularis est un hermaphrodite simultané dont la gonade est nettement différenciée, d'où la possibilité d'établir des mesures directes du rapport gonado-somatique (RGS). La sexualisation qui peut apparaître à 3 mois est totale à 6 - 9 mois.

En Rade de Brest, le cycle de reproduction se résume comme suit : de mars à mai, maturité totale ; émissions débutant en juin et se prolongeant jusqu'en septembre. D'octobre à mars, la proportion d'individus matures ne cesse d'augmenter. A toute époque de l'année, il y a des animaux matures (minimum 15 % en octobre). Les émissions sont variables selon les individus. En général, il y en a 2, mais l'une est incomplète. Nous avons estimé à 1,75 le nombre d'émissions par individu.

c) Effort de reproduction

Comme indiqué plus haut, nous avons utilisé le RGS. Celui-ci variant en cours d'année chez les animaux matures, nous avons pris pour référence le RGS de mai, juste avant la 1ère émission (Tableau 5). Cependant, ce RGS ne correspond pas à l'IPGS, tel que nous l'avons défini, en raison de la présence de tissus somatiques dans la gonade (anse intestinale et conjonctif). Le poids de ces tissus somatiques, mesuré sur des gonades au repos sexuel, est d'environ 8 % du poids de la gonade mûre, d'où les valeurs de IPGS dans le tableau 5. Pour le calcul de l'ICGS, on a estimé équivalentes les parties mâles et femelles de la gonade.

Le R 100 décomposé par classes est représenté figure 3. Sa valeur globale est

$$R\ 100 = 154.10^3 \text{ cal.}$$

Le F 100, a été calculé selon le même procédé que pour *M. edulis* (F 100 = 557).

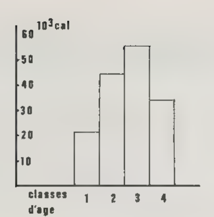


FIGURE 3 : Effort de reproduction par classe d'âge dans la population de *C. opercularis* en Rade de Brest, en 1978. Valeurs exprimées en calories pour 100 individus représentatifs de la population.

2. *Chlamys tehuelcha* D'Orb.

Population localisée à San Roman dans le Golfo San Jose (Figure 2).Banc naturel très dense, non exploité, infralittoral à 7 - 18 m de profondeur. Une récolte en plongée, le 14 décembre 1977 a servi de base à la présente étude.

Les pétoncles, de 50 - 80 mm, appartenaient aux Classes II et III, mais la relation taille-âge n'ayant pu être établie, ce sont 3 classes de tailles qui ont été distinguées : 50-59 mm : 12 % ; 60-69 mm : 56 % ; 70-79 mm : 32 %.

La reproduction est estivale et se situe entre novembre et mars. Il y a 2 pontes dont une incomplète d'où le coefficient 1,75 pour les pontes. Les calculs pour la fécondité et le coût énergétique de la reproduction ont été effectués sur le modèle de *C. opercularis*. Faute de place, nous ne pouvons fournir les données intermédiaires. Les résultats finaux figurent dans le tableau 8.

LES HUITRES (*Ostrea*)

La reproduction d'*Ostrea edulis* a été très étudiée, comme l'atteste une synthèse récente (MARTEIL, 1976). L'étude la plus détaillée sur la fécondité est celle de COLE (1941). *O. puelchana* est moins connue, cependant, une étude récente (CALVO & MORRICONI, 1978) est consacrée à sa reproduction.

1. *Ostrea puelchana* D'Orb.

a) Caractéristiques de la population

Population localisée dans le Golfo San Matias, près de San Antonio Oeste (Fig. 2). Banc naturel non exploité, infralittoral (2 - 5 m de profondeur), de densité faible. Récoltes par plongées.

La relation taille-âge n'a pu être établie. Les huîtres ont été classées par tailles (Tableaux 6 et 7).

b) Caractéristiques de la reproduction

La reproduction a lieu en été : de décembre à mars. Il y a 2 pontes inégales (évaluation : 1,5 ponte complète).

La sexualité est caractérisée par les changements de sexe. Il y a protandrie : les individus d'un an, fixés transitoirement sur les femelles sont tous mâles ; au-dessus de 55 mm, la phase femelle est dominante. A partir de cette taille, durant la saison de reproduction, 95 % des individus fonctionnent comme femelles.

Pour la présente étude, les mâles, dont les émissions sont extrêmement faibles pondéralement, n'ont pu être étudiés. Seules les femelles incubantes de 56 à 104 mm (et une de 44 mm), ont été suivies, du 9 décembre 1977 au 1er mars 1978 ; 50 exemplaires ont été analysés.

c) Effort de reproduction chez les femelles

Les tableaux 6 et 7 donnent respectivement les résultats sur la fécondité et les indices gaméto-somatiques. Les valeurs de R 100 et F 100 sont données dans le tableau 8.

Sur le tableau 6 on constate que le nombre de larves D, qui est très fluctuant (écart-type élevé), est très inférieur au nombre d'embryons. Il est vraisemblable que certains oeufs émis sont morts avant d'atteindre le stade D, ou ont quitté la femelle incubante. En conséquence, les comptages de larves ne sont pas significatifs. C'est pourquoi, nous avons

retenu, pour l'ensemble de la population, la valeur moyenne de 2,59 millions d'oeufs par femelle (soit 95 sur 100 individus de la population).

Dans le tableau 7, seuls les embryons sans coquille ont été pris en compte, de façon à mesurer l'effort réel de reproduction, sans effet de croissance larvaire.

2. *Ostrea edulis* L.

Population étudiée en rade de Brest, à Kelern (Fig. 1) sur un banc naturel non exploité (réserve ostréicole), infralittoral. Récolte en plongée, le 17 juillet 1978. Population vieille sans recrutement, les tailles (hauteurs) des coquilles variant de 55 à 114 mm.

La reproduction, estivale, s'étend normalement de juin à octobre. Il y a 1,5 ponte par an. Comme *O. puelchana*, l'espèce est protandrique et environ 95 % des individus de plus de 55 mm fonctionnent comme femelles. En 1978, les pontes ont été tardives. En effet, le stock de 137 individus, récoltés le 17 juillet, comportait 120 sexués dont 7 mâles et hermaphrodites (5,8 % des sexués). Sur les 113 femelles, on ne comptait que 20 incubantes, dont 14 portant des embryons (taille moyenne, 88,3 mm). C'est sur ces dernières qu'ont été faites les mesures pour le calcul des paramètres qui figurent dans le tableau 8.

CONCLUSIONS

	MYTILUS		*CHLAMYS*		*OSTREA*	
	EDULIS	*PLATENSIS*	*OPERCULARIS*	*TEHUELCHA*	*EDULIS*	*PUELCHANA*
F 100/an (10^6 ovocytes)	1 089	292	557	950	179	246
R 100/an (10^3 cal.)	855	70	154	208	392	289
ICGS (%)	173,7 ♀ 217,2 ♂	21,9 ♀	12,0 - 20,9	11,4-15,5	12,7 ♀	56,3 ♀
Age de 1ère ponte (mois)	3 - 9	9 - 12	9 - 12	9 - 12	24	24
Nbre pontes complètes/an	3	1,6	1,75	1,75	1,5	1,5
Saisons de ponte	Toute l'année	Hiver et été	été	été	été	été

TABLEAU 8 - Caractéristiques de la reproduction chez les 6 populations étudiées.

Il convient de préciser que les chiffres avancés dans le tableau 8 ne sont applicables qu'aux populations étudiées et ne sauraient être généralisés au niveau des espèces. Ces chiffres ne sont que des approximations d'autant plus imparfaites que de fortes variations individuelles ont été constatées et que le nombre d'individus étudiés n'a pas toujours été très élevé. (En fait, seule une faible partie des mesures effectuées ont pu être exploitées).

Ces réserves faites, on constate que les résultats obtenus concordent avec ceux des auteurs précédents, cités en référence.

A partir du tableau 8, on peut faire les remarques suivantes.

Les 2 *Mytilus* ont une stratégie différente : chez *M. edulis*, l'effort de reproduction est considérable et réparti sur toute l'année : c'est une stratégie R caractéristique

des populations instables, ce qui est le cas, puisque les corps flottants, souvent déplacés, ne sont que des supports occasionnels. *M. platensis*, en population infralittorale, colonise au contraire un milieu stable. L'effort de reproduction y est moindre et rappelle davantage celui des *Chlamys*. Ainsi, lés habitats, mais aussi les niches (fonctions dans l'écosystème) de *M. edulis* et *M. platensis* sont, dans les cas étudiés, très différents et cette différence se retrouve au niveau de l'effort de reproduction.

Les 2 *Chlamys* ont des performances très voisines. En fait, ils colonisent des milieux semblables et ont le même type de niche écologique. *C. tehuelcha* est cependant une espèce plus robuste, à croissance plus rapide, ce qui explique sa fécondité plus forte, tandis que les indices gaméto-somatiques sont du même ordre.

Les 2 *Ostrea* sont aussi assez proches, mais *O. puelchana* montre un effort de reproduction plus intense, au niveau de la fécondité et surtout du rapport gaméto-somatique. Pour ces deux espèces, il est frappant de constater l'éclipse de l'activité mâle. La dépense énergétique est très faible chez les mâles et ceux-ci, en période de reproduction, ne représentent que 5 % de la population. Cette stratégie n'est pas sans rappeler celle des espèces parthénogénétiques.

Au contraire, chez les *Chlamys* comme chez les *Mytilus*, on a constaté que l'énergie dépensée en gamètes mâles était légèrement supérieure à celle dépensée pour les gamètes femelles.

Si l'on tient compte de toutes les caractéristiques de reproduction, on constate un affaiblissement de l'effort de reproduction quand on passe des *Mytilus* aux *Chlamys*, puis aux *Ostrea*. Le contraste est particlièrement frappant entre *Mytilus edulis* et *Ostrea edulis*. La première est capable de pondre très jeune et quasiment à tout époque de l'année, elle investit énormément en gamètes aussi bien mâle que femelle. Au contraire, *Ostrea edulis* économise sur l'effort de reproduction, la part des dépenses en gamètes mâles est très réduite et les oeufs 10 fois moins nombreux que chez la moule (alors que les animaux sont plus gros et plus âgés) sont conservés, en incubation, dans la cavité palléale jusqu'à un stade larvaire avancé : ce sont là des caractéristiques qui rapprochent ces Bivalves des stratégies de type K.

Enfin, si l'on examine le tableau 1, on constate que la valeur calorique des gonades et des oeufs est toujours supérieure à celle du soma et surtout des gonades mâles. Ce fait est à rapprocher des constatations de ANSELL (1974) sur *Nucula sulcata*, où le pourcentage des lipides est plus fort chez les femelles que chez les mâles en période de reproduction.

TABLEAU 2 : *Mytilus edulis*. (Classe II) Oberlah, Rade de Brest. Septembre 1978. Indices somato-gamétiques pour une émission complète

Sexe	Stade sexuel	N	Longueur mm	Poids sec de chair mg	IPGS %	ICGS %
FEMELLE	Avant émission	7	50,1 σ = 6,2	861 σ = 320	166,5	173,7
MALE	Avant émission	10	50,1 σ = 6,6	1 058 σ = 450	227,5	217,2
INCONNU	Après émission totale	10	50,1 σ = 5,3	323 σ = 101		

TABLEAU 3 : *Mytilus edulis*. (Classe II) Oberlah, Rade de Brest. Fécondité : nombre d'ovocytes émis pour une ponte complète.

	OVOCYTES EMIS			POUR UN OVOCYTE		NOMBRE
	Poids frais g	Densité	Volume cm^3	Diamètre µm	Volume cm^3	D'OVOCYTES
$\bar{x}$	1,355	1,124	1,205	68,2	$0{,}166.10^{-6}$	$7{,}26.10^{6}$
n	7	10		90		
σ	0,7	0,01		6,3		

TABLEAU 4 : *Chlamys opercularis*. Rade de Brest. Caractéristiques démographiques au mois de mai 1978.

Classes	Age (années)	Longueurs moyennes (mm)	Longueurs limites (mm)	Effectifs (%)
I	1	33	- 41	40
II	2	47	42 - 52	30
III	3	57	53 - 61	20
IV	4 et plus		62 -	10

TABLEAU 5 : *Chlamys opercularis*. Rade de Brest. Mai 1978. Eléments pour le calcul des indices gaméto-somatiques par classes d'âge.

Classes		I	II	III	IV
N		4	22	16	6
Poids sec (mg)	Chair	565 σ = 42	1 026 σ = 211	1 674 σ = 241	2 383 σ = 360
	Gonade ♂	42 σ = 29	125 σ = 50	228 σ = 45	290 σ = 38
	Gonade ♀	32 σ = 26	86 σ = 39	154 σ = 46	187 σ = 59
RGS (%)		13,3	20,6	22,8	20,0
IPGS (%)		11,9	18,6	20,6	18,1
ICGS (%)		12,0	18,8	20,9	18,4

TABLEAU 6 : *Ostrea puelchana*. Golfo San Matias. 1977-78. Fécondité.

Classe mm	59 & moins	60 - 69	70 - 79	80 & plus	Ensemble
Nombre d'huîtres avec embryons	2	9	5	12	28
Nombre moyen d'embryons (en millions)	(2,13)	1,97 σ = 0,60	2,47 σ = 0,63	3,19 σ = 0,75	2,59
Nombre d'huîtres avec larves	1	3	9	9	22
Nombre moyen de larves (en millions)	(0,04)	1,29 σ = 0,89	1,24 σ = 0,86	1,24 σ = 0,95	1,24

TABLEAU 7 : *Ostrea puelchana*. Golfo San Matias. 1977-78. Indices gaméto-somatiques chez les femelles.

Classe mm		59 & moins	60 - 69	70 - 79	80 & plus	Ensemble
N		1	8	5	10	2 4
Poids sec (mg)	Chair	(2 314)	4 904 σ = 1 485	5 863 σ = 927	9 731 σ = 3 222	7 007
	Oeufs ou embryons	(1 749)	2 846 σ = 590	3 322 σ = 1 093	5 180 σ = 1 310	3 872 σ = 1 535
IPGS (%)		(75,58)	58,03	56,67	53,23	55,25
ICGS (%)		(77,08)	59,18	57,78	54,28	56,35

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANSELL A.D., 1974 - Seasonal changes in biochimical composition of the Bivalve *Nucula sulcata* from the Clyde Sea area. *Marine Biology* 25 : 101-108.

BARBAULT R., 1976 - La notion de stratégie démographique en écologie. *Bull. Ecol.* 7 : 373-390.

BOURLIERE M. & LAMOTTE M., 1976 - Les stratégies démographiques en dynamique des populations animales. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 101 : 651-652.

CALOW P., 1973 - The relationship between fecundity, phenology and longevity : a system approach. *Amer. Nat.*, 107 : 559-574.

CALVO J. & MORRICONI E.R., 1978 - Epibiontie et protandrie chez *Ostrea puelchana. Haliotis* 9 (1) (sous presse).

CASTELLANOS Z.A. (de) 1962 - Contribucion al estudio biologico del *Mytilus platensis. Secr. Est. Agr. y Ganad. de la Nacion, Buenos-Aires* : 29 pp.

CHRISTIANSEN H.E., BRODSKY S.R. & CABRERA M.E., 1973 - Aplicacion de una tecnica histometrica en la determination de la fecundidad en Invertebros marinos. *Physis. A. Buenos-Aires* 32 : 121-135.

COLE H.A., 1941 - The fecundity of *Ostrea edulis. J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 25 : 243-260.

DUFF M., 1975 - Application des méthodes de dynamique des populations au stock de *Chlamys opercularis* dans la rade de Brest. *DEA Université de Brest* : 17 pp. (Nimes).

GOODMAN D., 1974 - Natural selection and a cost cealing on reproductive effort. *Amer. Nat.* 108 : 247-268.

JONES J.M., 1976 - The r-k continuum. *Amer. Nat.* 110 : 320-323.

LUBET P., 1959 - Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés (Mollusques Bivalves). *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* 23 : 387-548.

LUBET P., 1973 - Exposé synoptique des données biologiques sur la moule *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819). *Synopsis FAO sur les Pêches n° 88. FAO Rome. pag var.*

Mac-ARTHUR R.H. & WILSON E.O., 1967 - The theory of island biogeography. *Princeton University Press. N.Y.* 203 pp.

MARTEIL L., 1976 - La conchyliculture française. 2e partie. Biologie de l'huître et de la moule. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 40(2) : 149-346.

OLIVIER S.R., CHRISTIANSEN H.E. & MARZIALE R., 1971 - Algunos aspectos de la biologia y ecologia de la Vieira (*Chlamys tehuelcha)* del Golfo San Matias (Rio Negro, Argentina). *V Congr. Lat. Amer. Zool. 18-23 oct. 77 Montevideo. Uruguay.*

PENCHASZADETH P.E., 1971 - Estudios sobre el mejillon (*Mytilus platensis*) en explotacion comercial del sectòr bonaerense, Mar Argentino. 1. Reproduccion, crecimiento y estructura de la poblacion. *CARPAS/5/D tec 12* : 15 pp.

PIANKA E.R., 1970 - On r and K selections. *Amer. Nat.*, 104 : 592-597.

WILLIAMS G.C., 1966 - Natural selection, the cost of reproduction and a refinement of Lacks' principle. *Amer Nat.*, 100 : 687-690.

LA CROISSANCE JOURNALIERE CHEZ *PECTEN MAXIMUS* (L.) (PECTINIDAE, BIVALVIA)

par

Loïc ANTOINE

Centre Océanologique de Bretagne
B.P. 337 - 29273 BREST CEDEX

Contribution n°609 du Département Scientifique du C.O.B.

ABSTRACT : DAILY GROWTH INCREMENTS IN *PECTEN MAXIMUS* (L.)

Daily increments have been found in the shells of many fossils and current bivalve molluscs, especially Pectinids. A daily periodicity in formation of growth ridges has been found in *Pecten maximus* during spat life and the first two years of benthic life, but this daily periodicity does not occur all life long. Decreasing of growth in winter and from year to year seems to slow down an endogenous rythm which would produce the growth ridges. For this reason, *Pecten maximus* does not seem to be a good "calendar" for ecologic events.

RESUME :

Une périodicité journalière dans la formation de stries de croissance a été trouvée chez la coquille St Jacques, tant au stade de juvénile qu'adulte. Cependant, cette périodicité ne se conserve pas tout au long de la vie de l'animal ; le ralentissement hivernal de croissance, le vieillissement de l'animal et les changements physiologiques semblent dérégler une "horloge interne" dont la périodicité serait au départ journalière. L'espèce est difficilement utilisable comme calendrier précis d'évènements écologiques.

INTRODUCTION :

Les études sur la croissance journalière ont été stimulées par les paléontologistes, à la recherche de "géochronomètres". Ainsi, les structures journalières, dont l'existence est prouvée chez de nombreuses espèces de bivalves actuels ont été étudiées chez les fossiles des mêmes espèces ou des mêmes genres ; le nombre de stries journalières ou supposées telles entre deux hivers successifs permet de déterminer la durée en jour d'un cycle annuel au cours des différentes ères géologiques (WELLS, 1963 ; PANELLA, 1974). Par extension, l'utilisation de telles espèces comme calendrier d'évènements écologiques actuels (pollutions par exemple) peut être envisagée (RHOADS et PANELLA, 1970 ; FARROW, 1973 ; BLACK, 1973).

Chez les Pectinidés, CLARK (1974) a prouvé, pour *Pecten diegensis* et *Pecten vogdesi* la formation, en milieu contrôlé, de stries journalières d'accroissement. WRENN (1972) l'a montré en milieu naturel chez *Argopecten irradians*, BROOM et MASON (1978) chez *Chlamys opercularis*.

Le but de cette étude est de montrer l'existence d'un tel rythme chez *Pecten maximus* durant sa vie fixée (naissain) et durant sa vie benthique adulte.

MISE EN EVIDENCE D'UNE CROISSANCE JOURNALIERE CHEZ *PECTEN MAXIMUS*

1. Matériel et méthodes :

Lors de la mise au point des techniques de captage de naissain en baie de St Brieuc, on a constaté que chaque émersion des animaux entraînait l'apparition d'un anneau sur les valves, anneau attribué à un arrêt momentané de la croissance. Partant du principe que cet anneau marquait la date d'émersion, on a compté le nombre de stries formées de l'anneau au bord externe de la valve gauche, au niveau des oreilles, où ils sont le plus visibles. 96 individus d'environ 3 mois, prélevés au cours du 13è jour (23.10.75) suivant leur transfert d'un collecteur à une cage d'élevage (10.10.75) ont été observés, après nettoyage aux ultrasons. La hauteur moyenne, mesurée de l'umbo au bord ventral de la valve gauche était de 11,41 mm (σ=1,46).

Chez les individus des classes 1 et 2 (10 à 25 mois), la méthode d'étude a priori la plus simple est celle utilisée par CLARK (1974) et WHEELER et col. (1975) : des individus prélevés en milieu naturel sont mis en bassin. La capture provoque un stress qui se traduit par un anneau ; les stries formées sont comptées à partir de cet anneau. Les essais répétés d'étude en bassin pour *Pecten maximus* se sont révélés infructueux : aucune reprise de croissance n'est observée, les apports nutritifs des circuits utilisés étant insuffisants. On a donc utilisé une méthode indirecte : des individus de même classe d'âge ont été prélevés en plongée, à intervalle de temps connu et sur la même station. Les stries sont alors comptées sur la valve gauche à partir de l'anneau de ralentissement de croissance hivernal, et seulement chez les individus pour lesquels la reprise de croissance est nettement distincte de l'anneau. Si les stries sont journalières, l'augmentation du nombre de stries entre deux prélèvements doit correspondre sensiblement au nombre de jours écoulés entre les deux prélèvements. Trois prélèvements ont été faits pour les animaux de classe 1 (18.06.77, 28.07.77, 13.10.77), quatre pour les animaux de classe 2 (16.06.77, 24.06.77, 30.06.77, 07.07.77) en baie de St Brieuc (secteur des Comtesses).

2. Résultats :

Chez le naissain, l'intervalle de temps séparant la manipulation de la mort étant de 12 jours pleins, le résultat escompté est un nombre de stries voisin de 12, après l'anneau. Les résultats sont portés dans le tableau 1. On constate qu'il n'y a pas, pour les cas lisibles de nombre de stries supérieur à 12. La réaction au stress de la manipulation semble donc variable d'un individu à l'autre. On est tenté de dire que les individus ayant marqué 12 stries sont ceux qui ont repris la croissance dès réimmersion. Les autres ayant repris avec un retard de 1 à 6 jours. Le tableau 2 montre qu'il existe une corrélation significative entre la taille et le nombre de stries marquées après l'anneau.

Le rythme semble donc journalier ; la manipulation affecterait les petits individus plus que les grands, soit du fait de leur plus grande fragilité (la coquille se détériore au cours de la manipulation) soit du fait de leur croissance moindre. Pratiquement, on constate que les émersions et transferts répétés éliminent les plus petits individus.

Chez les classes 1 et 2 (tableau 3) l'augmentation du nombre de stries est étroitement correlée avec le temps (figure 1). Une corrélation parfaite se traduirait par une pente égale à l'unité. Un test t peut être fait sur la pente des deux droites (tableau 4) : il montre

que dans les deux cas, l'hypothèse nulle (pente = 1, ou 1 strie = 1 jour) peut être acceptée.

Si on suppose que la relation est linéaire dès le démarrage de la croissance, on peut calculer le jour théorique de démarrage qui serait, pour la classe 1, le 31 mars (+ 5 jours) et pour la classe 2 le 20 avril (+ 7 jours). Ces chiffres sont compatibles avec les données des différents auteurs sur la reprise de croissance (MASON, 1957 ; BUESTEL et LAUREC, 1975). Le décalage de la reprise entre les deux classes d'âge confirme également les observations habituelles : les animaux les plus jeunes reprennent les premiers la croissance après l'anneau hivernal (MASON, 1957), celui-ci pouvant même ne pas exister les deux premiers hivers (Baie de Seine, observations personnelles).

Il est intéressant de constater que, pour les coquilles de classe 1, la dispersion augmente au cours du temps. Bien que le faible effectif des échantillons ne permette pas de l'affirmer, il semble que la rythmicité se détériore au fur et à mesure que la saison s'avance; ceci se confirme chez les animaux de classe 2, où apparaît un éloignement du rapport 1 strie/1 jour, dans le sens d'un ralentissement.

TENDANCES DE LA CROISSANCE JOURNALIERE

Les constatations précédentes, ainsi que les observations de différents auteurs (WRENN, 1972 ; CLARK, 1974) font penser que la périodicité de formation des stries est au moins en partie sous l'influence de stimuli externes tels que la succession jour/nuit, les marées, mais aussi sous contrôle d'un rythme interne (DODD, 1974 ; WHEELER et al., 1975). Si la part des stimuli externes est importante, les mêmes variations devraient se retrouver chez tous les individus vivant dans une même aire. De telles variations ont été recherchées en mesurant l'espace interstrie chez 12 individus de classe 1 sur une séquence d'au moins 80 stries (avril à juillet). Toutes les mesures ont été superposées après lissage par régression polynomiale (figure 2). Aucune variation commune n'apparaît. On remarque même une grande régularité après la phase ascendante initiale, correspondant à la reprise de croissance. Il semble donc qu'aucun facteur externe ne soit venu perturber le rythme de l'ensemble des individus de classe 1 sur la station étudiée pour la période concernée. Il faut donc attendre l'approche de l'hiver pour observer le resserrement des stries journalières.

Afin d'englober les ralentissements et arrêts de croissance hivernaux, on a étudié les stries d'accroissement journalier tout au long de la vie d'un animal ayant trois hivers révolus (classe 3), capturé le 22.07.75. L'étude a été faite à partir d'une impression à l'acétone sur acétate de cellulose ("acetate peel") de la section polie de la valve gauche. La figure 3 montre la tendance annuelle de la distance interstrie. Les anneaux hivernaux ressortent nettement ; ils sont en fait composés d'un ressèrement de stries (planche 1). Après le deuxième anneau hivernal, la reprise de croissance, qui se traduit par un accroissement de la distance interstrie, semble bloquée à partir d'une certaine période, et ne plus reprendre jusqu'au troisième anneau hivernal. Ce ressèrement se retrouve entre l'anneau 3 et la capture de l'animal le 22.07.75.

Le décompte du nombre de stries d'un minimum à l'autre, c'est-à-dire d'un hiver à l'autre, montre qu'il y a 210 stries entre le 1er et le 2è hiver, 170 entre le 2è et le 3è.

croissance marquant une strie par jour sans interruption devrait donner 365 stries annuelles, comme on l'observe chez [illegible] et [illegible] *chione*, durant les quatres premières années de vie (HALL, 1974). On peut avancer deux hypothèses :

a. l'hiver provoquerait un arrêt total du dépôt de stries, et donc de la croissance linéaire. Ceci devrait se traduire, sur une coupe, par une marque en épaisseur, due à un arrêt prolongé (100 à 150 jours le 2è hiver, 150 à 180 le 3è). Une telle marque n'apparaît pas sur la coupe étudiée (planche I, figure 2).

b. le rythme journalier du dépôt de la strie tend à se désynchroniser avec l'âge et les saisons : les périodes de dépôt journalier de stries seraient de moins en moins longues. On remarque qu'entre le 2è anneau et le resserrement estival, la distance interstrie atteint des valeurs aussi élevées qu'après l'anneau 1, de même qu'après le 3è hiver ; enfin, il y a un plus grand nombre de stries rapprochées au 3è anneau qu'au 2è.

CONCLUSIONS

A partir du 1er hiver, la croissance pourrait s'interpréter comme suit : du 1er au 2è hiver, les jeunes animaux mobilisent leur métabolisme principalement pour la croissance : celle-ci est régulière et se fait sous la forme d'accroissements journaliers (rythme acquis dès le stade de naissain), sous la dépendance de stimuli externes tels que la photopériode, la température et les apports nutritifs, dont la diminution provoque un ressèrement des stries à l'approche de l'hiver. Au cours du 2è hiver, le dépôt de strie se fait encore, celles-ci sont alors très rapprochées. Il n'y aurait pas d'arrêt total de la croissance, mais perte du rythme journalier dès l'automne.

Après le 2è hiver, la nouvelle reprise de croissance se fait plus tard que la première année, comme le montre le calcul de la date de reprise pour les classes 1 et 2. L'accroissement est d'abord rapide, puis il se trouve ralenti en été, probablement du fait de la mobilisation du métabolisme pour la gamétogénèse. Le ralentissement du 3è hiver est plus long, mais après ce ralentissement, le même schéma que l'année précédente se reproduit, avec cependant une plus grande irrégularité dans la croissance. Le rythme journalier de la première année est probablement perdu mais la croissance linéaire continue à se faire par dépôts successifs de stries d'accroissement. Les accroissements des mois de juin et juillet suivant le 2è hiver coïncident avec le rythme nycthéméral, comme le montre la figure 1, mais avec une tendance au ralentissement du rythme.

Il semble donc bien qu'il y ait une "horloge interne" chez *Pecten maximus*, qui, pendant une partie de la vie, fait coïncider sa période avec le rythme nycthéméral. Le dérèglement de cette horloge se fait au cours du vieillissement de l'animal, et dès le 2è hiver. Les causes de ce dérèglement ne sont pas connues. On peut supposer que, dans la zone tempérée boréale, la baisse de température alliée à la diminution de la durée du jour soit un facteur de dérèglement par ralentissement de la croissance. Cependant, des ralentissements de croissance se traduisant par des anneaux d'arrêt de croissance s'observent en été chez d'autres pectinidés, associés soit avec une température annuelle maximale (*Patinopecten yessoensis*, mer du Japon, MARU et OBARA, 1967), soit avec une température annuelle minimale (*Pecten sulcicostatus*, Afrique du sud, DE VILLIERS, 1975). Température et durée du jour ne peuvent donc être systématiquement

associées dans les ralentissements de croissance. De plus, le ralentissement de croissance hivernal peut, chez d'autres espèces (*Tivella sultorum, Callista chione*, HALL, 1974) ne pas entraîner de dérèglement dans le rythme nycthéméral de croissance.

La coquille St Jacques est donc capable, pendant une période de sa vie, de mettre en phase un rythme de croissance avec le rythme nycthéméral. Ce synchronisme serait cependant facilement déréglé par les changements du milieu (période hivernale) ou les changements physiologiques (maturation sexuelle). L'utilisation de cette espèce comme "calendrier" précis d'évènements écologiques n'est donc guère envisageable.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BUESTEL, D., et LAUREC, A., 1975 - Croissance de la coquille St Jacques (*Pecten maximus L.*) en rade de Brest et en baie de St Brieuc. *Haliotis*, 5 : 173-177.

BLACK, R., 1973 - Growth rates of intertidal molluscs as indicators of effects of unexpected incident of pollution. *J. Fish. Res. board of Canada*, 30(9) : 1385-1388.

BROOM, M.J., and MASON, J., 1978 - Growth and spawning in the Pectinid *Chlamys opercularis* in relation to temperature and phytoplankton concentration. *Marine Biology*, 47 : 277-285.

CLARK, II G.R., 1974 - Periodic growth and biological rythms in experimentally growth bivalves. *Growth rythm and the history of the Earth's rotation*. Rosenberg and Runcorn ed. : 103-117.

DE VILLIERS, G., 1976 - Exploratory fishing for and growth of scallop *Pecten sulcicostatus* off the Cape south coast. *Sea fisheries branch investigational report* n°112, (Cape Town) 1-23.

DODD, J.R., 1969 - Effects of light on growth of bivalves. *Nature*, 224 : 617-618.

FARROW, G.E., 1972 - Periodicity structures in the bivalve shell : analysis of stunting in *Cerastoderma edule* from the Burret Inlet (South Wales).*Palaeontology*, 15 : 61-72.

HALL, C.A., 1974 - Latitudinal variation in shell growth patterns of bivalve molluscs : implications and problems. *Growth rythms and the history of the Earth's rotation*. Rosenberg and Runcorn ed. : 163-175.

MARU, K., and OBARA, A., 1967 - Studies on the ecology of the scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay) 1. on the growth and annual ring formation of the shell. *Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. St.*, 7 : 72-83.

MASON, J., 1957 - The age and growth of the scallop, *Pecten maximus (L.)* in Manx waters. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 36 : 473-492.

PANELLA, G., 1974 - Palaeontological clocks and the history of the earth's rotation. *Growth rythms and the history of the earth's rotation*. Rosenberg and Runcorn ed. : 253-284.

RHOADS, D.C., and PANELLA, G., 1970 - The use of Molluscan shell growth patterns in Ecology and Paleoecology. *Leithaia*, 3 : 143-161.

WELLS, J.W., 1963. Coral growth and geochronometry. *Nature*, 197 : 948.

WHEELER, A.P., BLACKWELDER, P.L., and WILBUR, K.M., 1975 - Shell growth in the scallop *Argopecten irradians*. Isotope incorporation with reference to diurnal growth. *Biol. bull.*, 148 : 472-482.

WRENN, S.L., 1972 - Daily increment formation and synchronization in the shell of the Bay scallop. *American Zool.* Utica, N.Y., 12(3) : XXXII.

TABLEAU 1

Nombre de stries	12	11	10	9	8	7	6
% individus	35	19	18	8	3	4	1

Arrêt complet de croissance : 1 %
Absence d'anneau d'arrêt : 4 %
Illisible : 7 %

N = 96
Hauteur moyenne = 11,41 σ = 1,46

TABLEAU 2

Hauteur(mm) \ Nb de stries	6	7	8	9	10	11	12
14					2		2
13			1	1	2	3	5
12	1			2	2	2	14
11	1	2	1	2	3	10	7
10			1	1	2	3	6
9					3	2	
8		1		1	1		
7	1				1		

Coefficient de corrélation $r = 0,300^{*} (\alpha_{0,01} = 0,283)$

Relation Hauteur/Nombre de stries(naissain)

TABLEAU 4

	t(2 queues)	ddl	α
Cl_1	1,529458	51	0,132330 > 0,05
Cl_2	1,942602	41	0,058954 > 0,05

Test "t" sur la pente des droites
de la figure 1

TABLEAU 3

NOMBRE DE STRIES COMPTEES
A PARTIR DE L'ANNEAU HIVERNAL

CLASSE 1

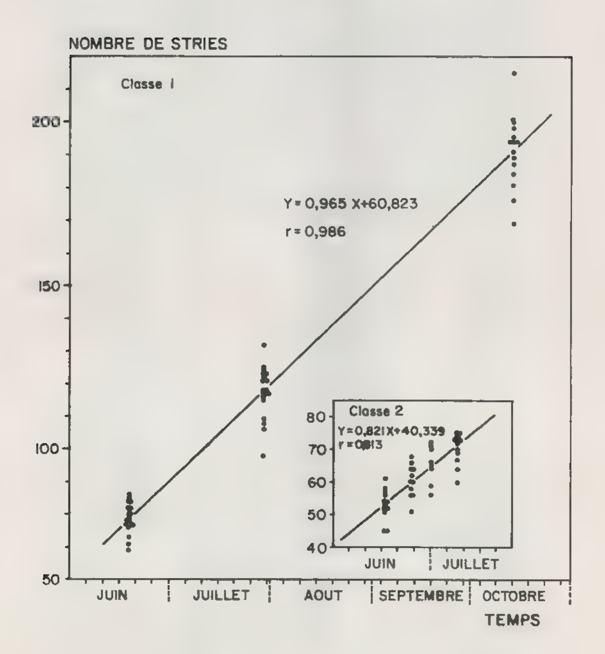
	DATE DU PRELEVEMENT		
	18.6	28.7	13.10
	NOMBRE DE JOURS DEPUIS LE 1 6.77		
	18	59	135
	80	109	187
	73	98	215
	82	122	198
	77	117	195
	69	125	176
	82	116	191
	77	106	181
	78	117	201
	80	115	184
	79	118	194
	84	108	169
	85	123	189
	77	123	200
	86	124	194
	79	118	194
	71	121	
	76	132	
	77	117	
	78	121	
$\bar{x}$	78,42	117,37	192,27
σ	4,41	7,81	10,28

CLASSE 2

	DATE DU PRELEVEMENT			
	16.6	24.6	30 6	7.7
	NOMBRE DE JOURS DEPUIS LE 1.6.77			
	16	24	30	37
	57	56	59	73
	45	58	66	75
	54	60	71	72
	52	64	72	69
	54	64	65	64
	53	56	64	60
	45	60	56	73
	58	51	70	70
	51	62		74
	56	66		73
	52	68		67
	61			75
$\bar{x}$	53,17	60,45	65,38	70,42
σ	4,76	5,01	5,71	4,68

FIGURE 1

ACCROISSEMENT DU NOMBRE DE STRIES
AU COURS DE L'ETE 1977 CHEZ [illegible]
EN BAIE DE ST BRIEUC.



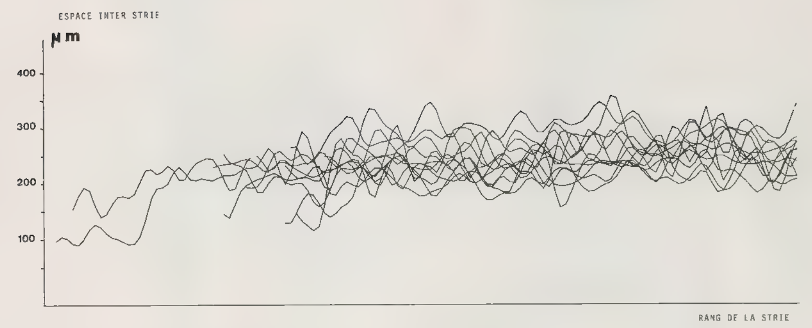


FIGURE 2

Accroissement strie à strie chez 12 individus de classe 1, du premier anneau hivernal (fin mars) à la date de capture (29.07.77). Les courbes ont été superposées après lissage par régression polynomiale.

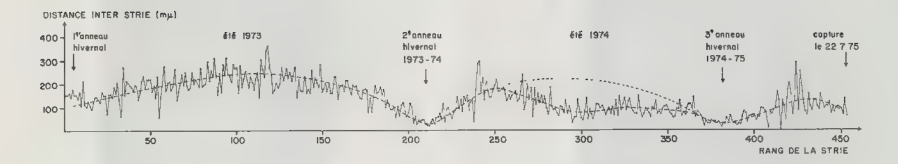


FIGURE 3

Accroissement strie à strie chez un individu de classe 3. Le lissage a été fait à vue (pointillé). Le pointillé fin représenterait la croissance déduite (à vue) de celle de l'année 1973.



FIGURE 1 (x 60) : coupe de la valve gauche (valve plate) de *Pecten maximus*, entre le 1er et le 2è anneau hivernal. La technique utilisée est celle de l'"acetate peel". On note la régularité des stries d'accroissement (1), la structure oblique des cristaux de calcite de la couche externe, sous les stries (2), l'aspect homogène de la calcite foliée correspondant à la couche cristalline interne (3).



FIGURE 2 (x 120) : le resserrement des stries d'accroissement correspond au 3è anneau hivernal (1) ; on note une incurvation de la ligne séparant la couche externe de la calcite interne (2). Cette incurvation correspond à la reprise de croissance. Aucune marque d'arrêt de croissance n'est visible dans la partie interne au niveau de l'anneau hivernal (3).

UN INDICE MALACOLOGIQUE POUR MESURER L'IMPACT ECOLOGIQUE DE LA MAREE NOIRE DE L' "AMOCO CADIZ" SUR LE LITTORAL

par

Claude CHASSÉ

Laboratoire d'Océanographie Biologique
Institut d'Etudes Marines - Institut de Géoarchitecture
Université de Bretagne Occidentale - 29283 BREST Cédex

ABSTRACT : A MALACOLOGICAL INDEX OF THE EFFECT OF THE "AMOCO CADIZ" OIL SPILL.

Since the oil spill of the "TORREY-CANYON" it has been known that petroleum pollution may profoundly modify the ecological equilibrium. To study the effect of the "AMOCO CADIZ" oil on the Brittany coast, a quantitative study of the population decrease in rock-face intertidal molluscs was performed at 45 different sites. There is a definite fluctuation in the population of herbivorous shelled Gastropods (*Littorina* and *Gibbula*) which corresponds to the degree of oil contamination. An index of the stress undergone by the fauna was this obtained for the 300 km of coast studied. This index was associated with other ecological parameters to obtain a cartographie general model of the degree and the nature of the entire coastal system perturbation.

RESUME :

On sait depuis la marée noire du"TORREY-CANYON" que ce type de pollution modifie gravement les équilibres écologiques. Pour étudier l'effet sur le littoral breton du pétrole de l' "AMOCO CADIZ", nous avons fait dans 45 localités une étude quantitative de la décroissance des populations de mollusques intertidaux rocheux ; les Gastropodes herbivores operculés Littorines et Gibbules, se sont révélés avoir une fluctuation en corrélation très nette avec l'agression par le mazout. Nous avons ainsi obtenu, pour les 300 km de côte étudiée, un indice du stress subi par la faune, et nous lui avons associé les autres paramètres écologiques pour obtenir un modèle général cartographiable du degré et de la nature des perturbations de l'écosystème côtier dans son ensemble.

INTRODUCTION :

La Bretagne occidentale, promontoire avancé de l'Europe, est menacée par les 400 millions de tonnes de pétrole qui chaque année la contournent sur la route maritime la plus fréquentée du monde, celle qui dessert presque toute l'Europe industrielle. Par quatre fois en dix ans, et avec une fréquence qui s'accélère, ses côtes ont été souillées par quatre marées noires. Le naufrage de l'"AMOCO CADIZ" sur les roches de PORTSALL, dans la nuit du 16 Mars 1978, vomi à la mer la plus énorme marée noire connue dans le monde : 230.000 T. de pétroles bruts légers d'Arabie et d'Iran, toxiques et très fluides. 90.000 T sont parties dans l'atmosphère la première semaine et 500.000 M^3 d'émulsion brune visqueuse d'eau dans l'huile se sont formés en moins de 15 jours en nappes de 1 mm d'épaisseur moyenne, soit en tout 500 Km^2.Les nappes se sont étendues du 17 au 23 Mars de PORSPODER à BREHAT sur 150 Km de côte très découpée, battue de vagues de 2 à 3 m, parcourue de courants violents de 2 à 4 noeuds, puis plus légèrement en Avril vers le nord, l'ouest et le sud, souillant de l'ILE de SEIN au Sillon du TALBERT 375 Km de côtes dans une région dont l'économie et le mode de vie ainsi que les traditions sont hautement tributaires de la mer.

Conformément à sa vocation régionale, l'Université de Bretagne Occidentale s'est

mobilisée dès les premiers jours de la catastrophe avec ses étudiants et son personnel d'enseignement et de recherche. Son Institut d'Etudes Marines a entrepris le suivi en temps réel des premiers effets de la catastrophe et l'étude de ses conséquences à plus long terme en collaboration avec la Société pour l'Etude et la Protection de la Nature en Bretagne. Déjà en possession, de par son implantation même, et conjointement avec la Station Biologique de Roscoff, des états de références qualitatifs et quantitatifs les plus complets sur l'ensemble des peuplements des plages et des rochers, des estuaires et des fonds côtiers de la côte polluée, écologiquement si diverse, il nous a été possible de dresser un premier bilan très provisoire et très sommaire des observations déjà effectuées. Rappelons seulement quelques éléments.

I - ELEMENTS DE BILAN ECOLOGIQUE PROVISOIRE

A. Peuplements des rochers :

Les Algues et les roches intertidales ont été huilées sur presque 200 km de rivage, sur une surface de 70 km^2. Elles ne sont presque plus huilées depuis la mi-juin sur l'ensemble du littoral, seuls les hauts niveaux des grèves abritées en cul de sac, surtout ceux orientés face à l'ouest et à l'est sont encore largement souillés et semblent peu évoluer par eux-mêmes. Le 1er juillet, on note à PORTSALL même, comme partout des germinations abondantes et des croissances très fortes de *Fucus spiralis*, de l'ordre de 12 cm.

Le champs de Laminaires, compris entre +3 et -15 m en moyenne, d'une surface totale de 300 km^2, exploité seulement en surface (*Laminaria digitata*) par 600 pêcheurs spécialisés est intact. Un léger retard de croissance est notable le 26 avril à 1 km de l'épave. Le 25 mai à 5 km plus à l'est, les *Laminaria digitata* des champs exploités avaient des tailles normales pour la saison. Les Algues rouges qui vivent sous les frondes de Laminaires se sont bien développées au cours du printemps. Les animaux des rochers intertidaux ont subi des pertes variables selon les groupes et selon l'intensité, le renouvellement et la persistance des atteintes. La mortalité est nulle pour les Cirripèdes *Chthamalus* et *Balanus perforatus*, les *Mytilus* et les *Sabellaria* ; elle est variable pour les Gastropodes herbivores, a frappé plus durement les hauts niveaux, généralement plus pollués, mais à pollution égale les bas niveaux sont souvent plus atteints. On doit noter dès le début juillet, au site de pollution maximum de PORTSALL, comme ailleurs, un important recrutement de jeunes *Littorina littoralis*(plus de 2.000/m^2) (Fig. 1).

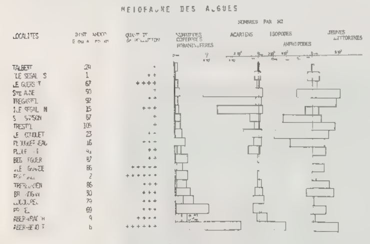


Fig. 1

La faune de Crustacés vagiles des Algues littorales a accusé une forte mortalité partout, mais spécialement au voisinage de l'épave : les Amphipodes ont disparu presque jusqu'à Plouguerneau, les Isopodes et les *Carcinus moenas* adultes sont rares bien que l'on note à PORTSALL même un très fort recrutement début juillet pour cette dernière espèce. A cette date, on observe une prolifération anormale de Copépodes Harpacticoïdes qui glissent à la surface des Algues, ils sont 20 fois plus nombreux que dans les secteurs non pollués comparables (notons que dans les sédiments avoisinants, les Harpacticoïdes épipsammiques sont quasiment absents : la concentration d'hydrocarbures est très forte dans l'eau interstitielle. Cette explosion de la méiofaune des Algues est apparemment liée simultanément à la persistance totale de la couverture algale, à la réduction énorme de la macrofaune herbivore, Gastropodes et Crustacés aux pullulations énormes de bactéries mais aussi de Diatomées souvent filamenteuses et de petites Phéophycées, qui couvrent littéralement les grandes Algues qui se nettoient de leurs hydrocarbures. La prolifération énorme des Harpacticoïdes à induit une concentration trophique des Crevettes roses *Leander serratus* de belle taille au voisinage des rochers pollués. Celà a donné lieu à des pêches à pied 25 fois supérieures à la normale en juillet et en septembre, les casiers restant souvent désespérément vides en profondeur. Les Bars *Morone labrax* auraient parfois suivi les Crevettes. C'est la brieveté du cycle des espèces de la méiofaune, moins d'un mois, qui explique la possibilité de prolifération en juillet alors que leurs populations avaient certainement été décimées dans la phase d'extension du pétrole.

Les peuplements ombragés des surplombs et des grottes sont intacts en baie de MORLAIX à L'Ile Callot, ils sont plus rares et plus huilés à PORTSALL, surtout dans les hauts niveaux.

Les peuplements des dessous de blocs reposant sur les sédiments sont nettement appauvris à PORTSALL, moins à l'entrée de l'ABER BENOIT et à ROSCOFF, si la faune sessile semble qualitativement normale, la faune vagile est rare et incomplète.

Nous n'avons pas observé la prolifération généralisée massive d'*Enteromorpha* sur les zones polluées comme SOUTHWARD l'a observé en Cornouaille anglaise : cela semble lié à la survie quasi complète de la couverture de grandes Algues et à la mortalité très incomplète des Gastropodes herbivores, à leur prompt recrutement.

B. <u>Peuplements des sédiments</u> :

A proximité de l'épave et là où les nappes se sont accumulées et échouées abondamment, surtout les premières semaines sur les plages exposées aux vents d'Ouest, il y a eu beaucoup de cadavres dans les cordons d'échouage de haute mer et dans les autres zones d'accumulation. Les animaux morts, déterminés, dénombrés et mesurés appartiennent surtout à certaines espèces sensibles, alors que d'autres espèces du même taxon et du même biotope sont très peu représentées. Les espèces de Lamellibranches de la pêche récréative touristique sont lourdement touchées. Ce sont les *Cerastoderma edule*, *Tapes decussatus*, *Tapes pullastra*, *Venus verrucosa*, *Solen marginatus*, *Ensis ensis*, *Ensis siliqua*, *Ensis arcuatus*, *Mactra corallina*, *Spisula solida*, *Lutraria lutraria*.

MACROFAUNE DES SÉDIMENTS INTERTIDAUX — POURCENTAGE DE SURVIE DES POPULATIONS DES DIFFÉRENTES ESPÈCES		[illegible]	Portsall	Aber Benoit: [illegible]	Aber Benoit: St Pabu	Aber Benoit: [illegible]	Aber Wrac'h [illegible]	[illegible]	[illegible]	Roscoff: [illegible]	Roscoff: [illegible]	St Pol de Léon: [illegible]	St Pol de Léon: [illegible]	St Pol de Léon: [illegible]	[illegible]	[illegible]	St Michel en Grève [illegible]
TYPES DE PLAGES	Distance à l'AMOCO CADIZ (en km)		5	8	8		18	[illegible]	[illegible]	55	56	60	6[illegible]	6[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	[illegible]																
	[illegible]		[illegible]	VIII	VI	V & VI	VII	IX	IV	X	IX	VII	VII	VII	VI	IV	[illegible]
	[illegible]	[illegible] %	[illegible]	[illegible]	[illegible]	30	100	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
[illegible]	[illegible]	50	0		20										60		
	[illegible]	50	0			30						30	60		60		
[illegible]	[illegible]	80	[illegible]		50	60	80			30	80	60	[illegible]	100	80		
	[illegible]	90			100				80	80							
	[illegible]	20			100				80						0	100	
	[illegible]	90			100				80	30					[illegible]	100	
[illegible]	[illegible]	30			10				30							100	
	[illegible]	100			90												
	[illegible]	100			100												
	[illegible]	100															
	[illegible]	100			100												
	[illegible]	100			[illegible]	100			100						[illegible]	100	[illegible]
	[illegible]	20			70				30		30	0		30			0
	[illegible]	30							50	30	30					100	10
	[illegible]	40			20				10		10	0					0
[illegible]	[illegible]	10			10				[illegible]		40	0					0
	[illegible]	30			10				[illegible]			20				20	0
	[illegible]	5		5													
	[illegible]	90														100	100
	[illegible]	5															5
	[illegible]	100															50
	[illegible]	20															20
	[illegible]	30															100
	[illegible]	5				0											
	[illegible]	100				[illegible]					100						100
	[illegible]	10			0												
	[illegible]	10				0											[illegible]
	[illegible]	10				0											[illegible]
	[illegible]	10				0											10
	[illegible]	10				0							[illegible]	10			10
	[illegible]	30												[illegible]	[illegible]		10
	[illegible]	50	0			[illegible]				[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]		
[illegible]	[illegible]	0								0			-	[illegible]			
	[illegible]	[illegible]	10							[illegible]	100	100	[illegible]	[illegible]	[illegible]		
	[illegible]	50	0							[illegible]	100		[illegible]	[illegible]	[illegible]		
	[illegible]	20	[illegible]		-	[illegible]	-	[illegible]	-	[illegible]	[illegible]		[illegible]	[illegible]		.	[illegible]
	[illegible]	100	[illegible]					100		100	100	100	100	100	-		100
	[illegible]	100	-		-	-	-		-	-	-			100	-	-	-
	[illegible]	80	30		-	100	100			100		100	100	100	-		
	[illegible]	50	50		-	40	40	-	-	60		60	60	60			-
	[illegible]	90	-			100	80			-					-	-	-
[illegible]	[illegible]	80					100					-			-		
	[illegible]	80			-	100	100	-	-	100	-	100		100	100	-	
	[illegible]	80				[illegible]	40			80		80		100	60		
	[illegible]	60				[illegible]	30			80		80		100	80		
	[illegible]	80				80				80	-	100		100	60	.	
	[illegible]	100	30	100	-	100	-		-	100	-			100	-	-	
	[illegible]	100	-	-		[illegible]	100	-	-			.	-	-	100		
	[illegible]	100	60	100		100	100	100	100	100	100	-	-	100	100		
[illegible]	[illegible]	20	0	30	.	10	10	60	0		10			60	30	-	-
	[illegible]	10	-	-		-		10	-		0		.	-	-		
	[illegible]	0						0			0		0				
	[illegible]	80						80			20		100	10			
	[illegible]	90		90		90		50			[illegible]		100	100			
	[illegible]	70						80		.	-	.	-	100	-		
	[illegible]	100	-	100			.		-	-	-	-	-	100			.

Fig. 2

Dans l'ensemble cependant, les associations de macrofaune subsistent largement avec une abondance presque normale, alors que la méiofaune est lourdement atteinte à PORTSALL à PLOUGUERNEAU comme à ROSCOFF, spécialement les Harpacticoïdes et les Ostracodes, les Nématodes sont plus nombreux. Le Turbellarié *Convoluta roscoffensis* est encore abondant, les jeunes recrues de Mollusques et de Polychètes sont quasiment absentes -cela est grave. La vulnérabilité des espèces aux hydrocarbures est spécifique et différente de celle liée à l'anoxie et à la dessalure, elle se rapprocherait de celle d'effluents de papeterie.

Début Juillet, partout, à PORTSALL la région des Abers, en Baie de MORLAIX, la baie de LANNION, les sédiments des plages généralement propres en surface, sont imprégnés en profondeur de traces de mazout : dans plus de cents trous de prélèvements, nous avons toujours constaté l'apparition d'un film irisé à la surface de l'eau interstitielle avec parfois formation de petites glomérules d'émulsion brune, cela est vrai à tous les niveaux des plages et dans tous les types de sédiments. La teneur en hydrocarbures y est très forte, l'eau est généralement décontaminée (0.02 ppm). C'est ce qui explique que la mortalité continue encore et que la méiofaune ne se soit pas réimplantée. Si la faune des sables survit assez largement en zone littorale, elle est plus fortement frappée en dessous des basses-mers, notamment en baie de Morlaix et en baie de Lannion, parfois jusqu'à 40 m de profondeur. Les cadavres échoués proviennent en grande partie des peuplements toujours submergés sans doute moins habitués à subir des stress que ceux de la zone intertidale.

C. <u>La faune vagile</u> :

La mortalité très visible de Poissons et Crustacés a été constatée durant la première semaine sur 10 km autour de l'épave (et à ROSCOFF, plus faiblement), ailleurs elle est négligeable. Compte tenu des surfaces de récolte et des méthodes utilisées, l'échouage représente moins de 10.000 Poissons littoraux et toutes tailles et autant de Crustacés. Cela est très peu et très localisé même si l'échouage représente qu'une fraction de la mortalité. Les observations faites autour de l'épave ont montré que le Poisson qui n'a pas été foudroyé sur place a déserté très vite mais pour un temps très court le secteur pollué.

En résumé, dès la fin Avril, la dilution des hydrocarbures (⩽0,05 ppm) était suffisante pour que la décontamination des Poissons et des Crustacés soit largement commencée au large, elle semble achevée partout fin Mai, sauf dans les Abers. Une pathologie retard, d'ampleur mal cernée, de Poissons émaciés et à la peau ulcérée, s'est déclarée depuis le mois d'Août sur les *Mugil* d'abord, sur d'autres Poissons plus légèrement ensuite, depuis les abords est de PORTSALL jusqu'à PLOUGUERNEAU, ainsi qu'en baie de LANNION.

II - UN INDICE BIOTIQUE D'IMPACT

A - Problématique et méthodologie :

Dans les écosystèmes sains, on conjoncture plus qu'on ne connaît la nature des équilibres dynamiques et les rapports de forces qui s'exercent entre les différentes espèces et groupes fonctionnels en présence. La pathologie des écosystèmes perturbés par les "marées noires" sur de vastes échelles, selon des intensités très diverses, apporte des connaissances expérimentales qu'il importe d'exploiter pour mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes sains. Dans une même station et pour une même intensité, les diverses composantes du peuplement sont altérées de manière très sélective, de telle sorte que le tissu des interrelations est lui-même déformé de manière significative. Après le naufrage du "TORREY CANYON" de 1967, les observations faites sur les estrans rocheux de la Cornouaille Anglaise ont montré que la destruction massive des Gastropodes herbivores par le pétrole et surtout les détergents sur les rochers exposés à Cirripèdes et Patelles, a conduit à des successions anormales de peuplements d'Algues et d'Animaux : envahissement par les Algues vertes la première année, poussée exubérante des Algues brunes à cycle court, à la fois vers les milieux abrités et de plus hauts niveaux les quatre ou cinq années suivantes. Pour ces raisons, nous avons étudié plus spécialement la survie des Mollusques herbivores tout au long de la côte, ce qui nous a mené à rechercher un indice biotique simple mesurant au mieux en chaque localité, l'intensité de l'agression subie par l'écosystème dans ses divers compartiments. Entre Mai et Septembre, sur près de 400 km de côtes, 45 localités situées dans et hors de la zone polluée ont été étudiées de façon intensive avec la collaboration d'une équipe de 3 à 10 étudiants. On y a réalisé 4 à 5 prélèvements de 1 m^2 chacun, dans chacune des 4 à 5 ceintures d'Algues : *Pelvetia, Fucus spiralis, Fucus vesiculosus, Ascophyllum, Fucus serratus* ; 4 sous-prélèvements délimités par un cadre métallique de 1/4 de m^2, étagés dans chaque ceinture, numération ou recouvrement et biomasses ont été mesurés pour les espèces végétales et animales. On a prélevé aussi des Algues pour extraire la méiofaune épialgale en 20 localités.

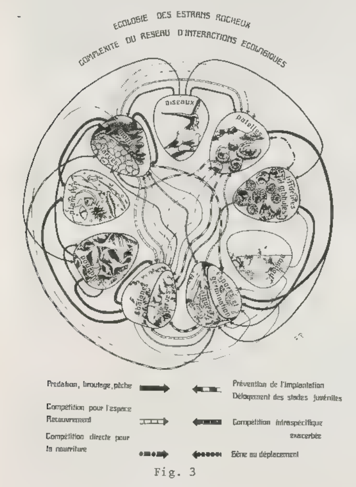


Fig. 3

B - Résultats :

Même dans les zones les plus polluées, il est toujours possible de trouver des survivants, souvent très rares, de chaque espèce. L'étude de l'impact ne saurait donc se faire autrement que par une *analyse quantitative*, qui devra être effectuée en *biomasse* parce que la taille des individus de chaque espèce est très variable et que l'on observe souvent en cours de saison, l'arrivée de nombreux jeunes de très petite taille. Dans les peuplements de Gastéropodes Herbivores Rocheux (G.H.R.), les Patelles se comportent différemment des Gastropodes Herbivores Operculés Rocheux (G.H.O.R.) (Littorines et Gibbules). Elles constituent des peuplements irréguliers plus forts en milieu exposé qui résistent beaucoup mieux au pétrole. Au contraire, les G.H.O.R. pris globalement ont des peuplements d'abondance régulière, plus forts en milieu abrité, diminuant régulièrement avec l'importance de l'agression du pétrole. L'agression locale du pétrole a été chiffrée par un indice empirique I.A.P. de la forme : I.A.P. = c(a+b) établie en fonction de la survie des Bigorneaux :

a est la durée de vieillissement en flottation du mazout avant l'échouage. L'agressivité de la même quantité de pétrole décroît logarithmiquement avec la durée du vieillissement (dégazage). Cote de 0 à 6 selon que la flottation a duré, moins d'1/2 journée (6), moins d'1 jour (5), de 2 jours (4), de 4 jours (3), de 8 jours (3), de 16 jours (1), plus de 16 jours (0).

b est l'abondance de mazout et la fréquence successive des échouages de nappes. Cote de 0 à 4 : échouage massif de nappes épaisses, soit en continu pendant plus d'une semaine (4), soit plus d'une fois (3.66), soit une fois le nettoyage intervenu (3.33), ou bien échouage léger de nappe mince une fois (3), ou bien encore, mince film irisé continu et nombreuses gouttelettes d'émulsion (2.66), film irisé discontinu peu de gouttelettes (2.3), pas de pollution de surface (2), des valeurs inférieures à 2 correspondent aux pollutions par le mazout en suspension et dissout.

c est un coefficient multiplicateur caractérisant la toxicité particulière d'un pétrole selon la composition chimique liée à sa provenance. Sheila OTTWAY a comparé la toxicité de 20 bruts représentatifs de provenances différentes sur *Littorina littoralis*. Le mélange de l'"AMOCO CADIZ" apparaît comme fortement toxique, 10 % des types sont plus toxiques, 60 % le sont nettement moins. En prenant comme référence c = 1 la moyenne des toxicités des 20 bruts, on obtient c (Amoco) = 1.2, c variant de 0.3 à 1.6. Aucune corrélation simple entre toxicité et la densité, la viscosité, les teneurs en Sulfures, en Asphaltenes, en Carbures aromatiques en C5, les caractéristiques de distillation n'y apparaissent, la toxicité est sans doute liée à une synergie des diverses caractéristiques.

La Figure 4 résume le comportement différentiel des biomasses (poids brut en g/m^2) des Mollusques rocheux en fonction des niveaux (HM = haute mer, BM = basse mer, Pe, Ssp, As, Fv, Fse, les différentes ceintures algales étagées, et - des modes exposés (1 à 4) ou abrités (6 à 8)

- des degrés de pollution (I.A.P. de 0 à 9) pour les deux modes les mieux représentés.

Fig. 4 GASTROPODES DES ALGUES BIOMASSE en gr/m^2 poids frais brut

Dans les travaux antérieurs, nous avions distingués 8 lithosères ou séries verticales moyennes, types de répartition des ceintures de peuplements caractéristiques des conditions les moins exposées, 8 aux plus exposées. Elles correspondent numériquement assez bien à l'échelle proposée par BALLANTINE (1961). Ici dominent la lithosère abritée ventilée L_7 à *Ascophyllum*,

et la lithosère semi-exposée L_4 où la roche pratiquement dépourvue d'Algues au-dessus du *Fucus serratus* est couverte de Cirripèdes et de Patelles. Dans les estrans de cette lithosère exposée, il existe pratiquement toujours des "oasis" abrités, des dépressions où se développent les ceintures algales caractéristiques des modes abrités 6 et 7 ; ce sont ces peuplements appauvris qui ont été examinés.

- Hors pollution : la biomasse G.H.O.R. est maximale à mi-marée, dans la ceinture à *Fucus vesiculosus-Ascophyllum*, dans la lithosère abritée aérée sans ensablement ni envasement L_7, elle dépasse 200 g/m^2 et décroît régulièrement quand on s'éloigne de ces conditions.
- La pollution : provoque une décroissance logarithmique assez régulière des biomasses G.H.O.R. à partir du degré 6 de l'indice I.A.P.
- La biomasse de *Patella* (essentiellement *P. vulgata* est beaucoup plus fluctuante : maximale à mi-marée dans les lithosères moins abritées L_4 et L_5, elle diminue deux fois plus lentement et ne commence qu'à partir d'un indice de pollution élevé (I.A.P.$\geqslant$8)
- Hors pollution : les différentes espèces principales présentent des maxima de biomasses étagées d'importance différente:
  = *Littorina rudis* + *L. jugosa* : optimum à la limite supérieure des *Pelvetia* et ceinture à *Verrucaria maura*, préférence pour les champs de blocs des lithosères 4 et 5, peuplement entièrement au-dessus de la mi-marée.
  = *Littorina littoralis* (= *L. obtusata*) : optimum dans la ceinture à *Ascophyllum* de la lithosère abritée 7 (200 g/m^2), extension verticale de l'espèce sur toute la zone intertidale.
  = *Gibbula umbilicalis* : optimum dans la ceinture à *Ascophyllum* pour les lithosères 5 et 6 (200 g/m^2) extension verticale sur toute la zone intertidale.
  = *Gibbula pennanti* : espèce très voisine à ombilic obturé dont l'optimum est situé plus bas que *G. ombilicalis*, au niveau de *Fucus serratus* dans les lithosères 4, 5, 6, optimum 50 g/m^2. Ces différences écologiques confirment l'existence taxonomique de cette espèce.
  = *Gibbula cineraria* : espèce également voisine mais dont l'optimum écologique est situé au niveau des Laminaires.
  = *Monodonta lineata* : Trochidae irrégulièrement réparti dont l'optimum est situé au niveau de *Fucus spiralis* dans les lithosères 4, 5, 6 ; la biomasse à l'optimum est de l'ordre de 100g
  = *Nucella lapillus* : espèce carnassière operculée, se comporte au point de vue résistance aux pollutions, comme les "Bigorneaux", optimum pour les modes 5, 6, abondance maximale au niveau moyen, présence depuis *Fucus spiralis* jusqu'aux basses-mers.
  = *Patella vulgata* : optimum écologique dans les lithosères relativement exposées 4, 5, 6, avec une biomasse moyenne de 200 g/m^2 au niveau moyen, mais des valeurs particulières très dispersées.
- Face aux degrés croissants de l'indice de pollution I.A.P., les biomasses des diverses espèces décroissent logarithmiquement de manière assez semblable, après que soit atteinte une certaine valeur de l'indice, d'autant plus élevée que le niveau optimal de l'espèce est plus bas sur l'estran et que le mode est plus exposé pour *L. rudis* et *Patella vulgata*, plus abrité pour *L. littoralis* et *G. umbilicalis*.

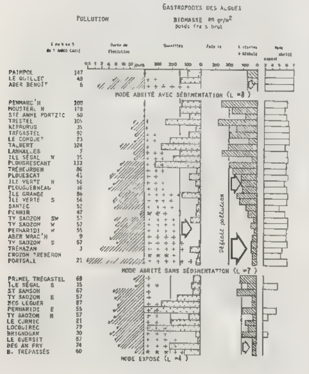


Fig. 5

Les localités saines, situées hors de la zone polluée et de part et d'autre de celle-ci ont fourni des résultats quantitatifs semblables pour des modes exposés ou abrités semblables. En conséquence, les déficits relatifs par rapport à ces résultats ont été attribués à la pollution. La Figure 5 présente les caractéristiques des 45 localités, les valeurs moyennes de biomasses au m^2 ont été calculées à partir des 5 ceintures d'Algues. Pour discerner l'influence du mode abrité ou exposé dominant sur chaque localité, un premier regroupement a été effectué en combinaison avec un classement en fonction de l'indice d'agression du pétrole.

C - Indice de survie "Bi-G.H.O.R.N." :

Pour chaque localité, on a calculé un "Indice Biotique" de survie exprimé en Biomasse (brute) des Gastropodes Herbivores Operculés du Rocher Normalisé, par rapport aux zones hors

pollution de même exposition, pour lequel nous proposons le sigle"Bi-G.H.O.R.N.". Il varie donc de 1 à 0 depuis les zones hors pollution jusqu'à la zone de mortalité totale hors pollution. La biomasse moyenne au m^2 est de 200 g dans les milieux abrités (L = 8) de 100 dans les modes exposés (L_4). La valeur moyenne de l'indice pour l'ensemble des stations situées entre BREHAT et la Pte St MATHIEU est de 46, ce qui signifie 46 % de la population de Bigorneaux ont survécu dans l'intertidal (à PORTSALL seulement 2 à 4 %).

1. Discussion : Pour être opérationnel et fécond, un indice biotique doit répondre à un certain nombre de conditions de mise en oeuvre et de signification que nous allons examiner

= Il doit être ni trop, ni trop peu sensible, être reproductible, étalonnable, suffisamment permanent et capable de donner naissance à un protocole standardisable suffisamment léger et simple pour être appliqué par des techniciens non spécialisés. Ici, il n'y a aucune difficulté taxonomique ou opérationnelle ; un protocole très allégé considérant uniquement des biomasses d'une seule ceinture d'Algue (*Ascophyllum*) a été testé assez favorablement (corrél.0.75 au seuil de 5 %). Le plus difficile reste le plan d'échantillonage :

= Il doit être corrélé avec l'intensité de l'agression ; ici, celle des hydrocarbures. Cette dernière reste difficile à préciser, nous l'avons néanmoins établie : le coefficient de corrélation : X = i.a.p. Y = Bi.G.H.O.R.N. , est de −0.64 pour 34 coupes.

= Il doit être corrélé avec l'ensemble des perturbations subies par les divers compartiments de l'écosystéme notamment la survie dans les sédiments voire en pleine eau (Plancton) de telle sorte qu'il puisse offrir un modele de repérage et de surveillance de l'état pathologique, du fonctionnement et de la restitution (durées et modalités) des écosystèmes perturbés à ses divers degrés. Les données de la littérature sur le rôle majeur joué par les Herbivores dans la pathologie et la restauration des peuplements du littoral orcheux confirmeraient à priori son aptitude à classer les sites et à décrire les modèles de restauration ; bien qu'encore partielles les nombreuses données quantitatives que nous possédons sur les divers compartiments de l'écosystème tendent à confirmer également sa représentativité. Nous examinons ci-dessous, ces aspects.

= L'indice biotique doit permettre un zonage géographique précis, nécessaire pour toute planification d'évaluation, d'indemnisation et d'investissements de remise en état écologique du littoral. Nous présentons une première cartographie fondée sur les 45 localités étudiées, complétées grâce au calcul des indices de pollution et aux observations extensives faites en Mars 1978, sous notre direction : 250 équipes de 4 étudiants en 250 localités.

= Il est enfin souhaitable que l'indice proposé puisse se généraliser à d'autres types de littoraux biogéographiquement divers et à d'autres types de pollution. Cela semble le cas : Littorinidae et Trochidae sont mondialement représentés et les pollutions par les effluents de papeteries, tels ceux de La Laïta, se traduisent également par une chute des peuplements de Gastropodes Herbivores.

2. Application : La planche en couleur hors texte présente l'esquisse d'un bilan de synthèse. Elle montre la répartition géographique des valeurs de l'indice de survie Bi.G.H.O.R.N. et les variations concomitantes de la survie comparée des différents animaux et végétaux du rocher des sables et de la pleine eau, classés en A, B, C, D, E, F, G, H des plus résistants aux plus vulnérables. Dans les sédiments la mortalité se poursuit encore 6 mois après, le tableau y a seulement une valeur indicative provisoire. Les stations trop peu nombreuses de la Rade de BREST de la Presqu'île de CROZON, de la Pointe du RAZ révèlent l'existence de fortes mortalités. Hors le pétrole de l'AMOCO CADIZ peu abondant et ayant flotté près de 30 jours, avait perdu dans ces localités, presque toute toxicité : on se trouve là avec des mortalités qui résultent pour l'essentiel de contaminations antérieures, celles du BOHLEN, remarquable par son pétrole vénézuélien, noir, épais, visqueux, très toxique, celles de l'OLYMPIC BRAVERY pour l'Ile SEGAL et le CONQUET. Les pollutions successives semblent avoir un effet plus additif, peut être multiplicateur et il devient parfois délicat de déterminer ce qu'est la faune d'un milieu parfaitement sain. La combinaison de ces indices avec les biomasses normales caractéristiques de chaque peuplement dont les surfaces sont calculées permettra d'évaluer le préjudice en biomasse de chaque nature pour chaque localité et pour l'ensemble de la côte. Prenant en compte la biomasse totale des Gastropodes Herbivores des 130 km^2 de rochers intertidaux, situés dans la zone de pollution principale, entre la Pte St MATHIEU et

le SILLON DU TALBERT, soit une biomasse moyenne de 320 g/m^2 et un taux moyen de mortalité de 50 % (Patelles : 30 %, Bigorneaux : 54 %), on obtient un déficit de 16.000 T. Il faut y ajouter la mortalité des Crustacés de rochers et de dessous de blocs, celle affectant les animaux des 200 km^2 du champ de Laminaires et les 420 km^2 sous-jacents jusqu'à 50 m, celle des zones plus légèrement touchées de la côte Ouest. En tout état de cause, une évaluation de 25.000 T est une évaluation minimale. Si l'on considère maintenant les 500 km^2 de sédiments de la côte Nord, dont les biomasses moyennes brutes sont de 400 à 600 g/m^2, on obtient un déficit de biomasse 75.000 T, en prenant un taux de mortalité de 30 %. C'est une valeur moyenne, calculée pour l'ensemble des secteurs intertidaux étudiés. En profondeur, la mortalité est sans doute plus élevée comme en témoigneraient tant les résultats mentionnés par BERGERARD (1968) sur les Amphipodes, que surtout la provenance essentiellement infratidale des cadavres échoués sur les plages, notamment à St EFFLAM. La mortalité totale est donc au moins égale 100.000 T. Combien coûterait la réparation de ce préjudice, c'est-à-dire le remplacement par leurs auteurs de ces 100.000 T d'Invertébrés détruits par ce que l'on peut trouver de plus voisin sur le marché existant ? Cela pourrait être l'importation d'un poids équivalent de Bigorneaux d'Irlande, de Coques ou de Moules de Hollande, ou bien encore plus proche de nous le prix de revient d'un poids équivalent d'Huitres contaminées par la marée noire, que l'on a dû détruire; le barême officiel est de 4.000 F la Tonne. Pour fixer les idées, retenons ce chiffre, valable également pour le prix d'importation des Bigorneaux. Il apparaîtrait alors que le coût écologique de la marée noire ne saurait être inférieur en tout état de cause au coût du nettoyage calculé par l'armée, soit 400 millions de NF. Cette somme ne représente que la perte en capital, mais ce capital-biomasse côtier produit tous les ans entre 30 et 200 % de sa valeur, en moyenne 50 %. Si les procès en cours devaient durer, c'est plus de 200 millions qu'il conviendrait de réclamer par année d'attente. Cette année est déjà perdue, on passe donc à 600 millions. Le remplacement des 20.000 Oiseaux tués devrait également être pris en compte. On connaît la facture élevée des Macareux importés des FEROE, qui furent implantés aux SEPT ILES. Les pertes écologiques ne sauraient se résumer en des pertes matérielles ; des dégradations structurales des biotopes et des biocoenoses sont intervenues, qu'il est est encore difficile d'apprécier. Pour être défendue, il importe de proclamer et de montrer que la Nature peut et doit, à toute force, être évaluée. Dans notre société de profit, ce que l'on croit ne pas savoir évaluer est sacrifié, voire méprisé. Le "sans prix", l'"inappréciable" c'est tout aussi bien le trésor que le grain de poussière ; les contaminations de sens vers le scepticisme ne peuvent qu'être entretenues par ceux qui doivent réparer.

III - CONCLUSIONS & PERSPECTIVES :

Nous écrivons fin Septembre : par comparaison avec les sinistres pétroliers antérieurs, compte tenu de l'énorme tonnage d'huile déversé, le bilan écologique de l'impact est modéré mais présente un caractère provisoire. Les mortalités constatées sont localisées, assez faibles, toujours sélectives et partielles. Les contaminations des organismes et des produits de la pêche ont été passagères. L'Ostréiculture seule est très touchée, les Algues sont exploitables avec un mois de retard. Le Poisson présente depuis Août une pathologie inquiétante. La couverture des grandes Algues a surmontée le stress. Les populations de Gastropodes Herbivores ont partiellement survécues et ont commencé leur recrutement : il n'y aura donc vraisemblablement pas sur les rochers de "marées vertes" généralisées et de recolonisations écologiques aussi nettes que celles décrites par SOUTHWARD sur les côtes de Cornouaille.

L'évaluation du coût de remplacement des destructions biologique et écologique est de l'ordre de grandeur du coût du nettoyage. Les pertes économiques ne sont pas prises en compte. Les causes de cet impact modéré semblent :

1 - Le faible emploi de détergents désormais peu toxiques (BP 1100 x Finasol OSR2 et surtout BP 1100 WD, Finasol OSR5) utilisés modérément (2.000 T) et seulement au large (plus de 5 miles des côtes) ;

2 - La haute turbulence de la zone d'échouage et du secteur touché, les forts courants, et les importants brisants assurent une très rapide dispersion naturelle qui engendront une forte mortalité très localisée et des effets atténués partout ailleurs. La mortalité constatée est due essentiellement aux hydrocarbures eux-mêmes, elle a frappé durement les premiers jours avant que la phase volatile la plus toxique ne se soit échappée dans l'atmosphère (40 %).

3 - Un prompt et intense ramassage de mazout échoué par les militaires et les volontaires (environ 15 à 20.000 T d'hydrocarbures purs) par 6.000 militaires et autant de bénévoles.

Les aspects les plus menaçants sont la constante accumulation d'hydrocarbures dans tous les sédiments et leur eau interstiticielle, de 1 à 16 ppm alors que l'eau littorale ne contient en moyenne que 0,03 ppm. Cela est plus grave encore dans les sédiments réducteurs noirs où se forment naturellement des hydrocarbures, les fonds de ports et les vasières estuariennes. Si la vase gorgée d'eau n'est pas pénétrée par l'huile, les galeries d'animaux si nombreuses dans les vases intertidales assurent sa pénétration sur près d'un mètre. Il y a 1.600 *Nereis diversicolor* au m^2 et 10 à 40 *Mya arenaria*. Ces milieux abrités constituent des pièges géochimiques naturels susceptibles de contaminer les animaux du voisinage pendant des décennies lors des remaniements sédimentaires. Mais les conséquences du sinistre sont de tous ordres, pas seulement écologiques et économiques mais aussi psychologiques, sociologiques, esthétiques, humains.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

BALLANTINE, W.J., 1961 - A biologically defined exposure scale for the comparative description of Rocky shore.

CHASSÉ, Cl., L'HARDY-HALOS, M.T., & PERROT, Y., 1967 - Esquisse d'un bilan des pertes biologiques provoquées par le mazout du "Torrey Canyon" sur le littoral du Trégor. *Penn ar Bed*, 6, 50, 107-112.

CHASSÉ, Cl., 1972 - Economie sédimentaire et biologique (production des estrans meubles des côtes de Bretagne. *Thèse d'Etat, Paris VI*, 1-293.

CHASSÉ, Cl., 1978 - Esquisse d'un bilan écologique provisoire de l'impact de la marée noire de l'"Amoco Cadiz" sur le littoral. in *Journée Spéciale "Amoco Cadiz", Brest 7 Juin 1978. Public. C.N.E.X.O. Serv. "Acte de Colloques"*, n°6, p. 115-134.

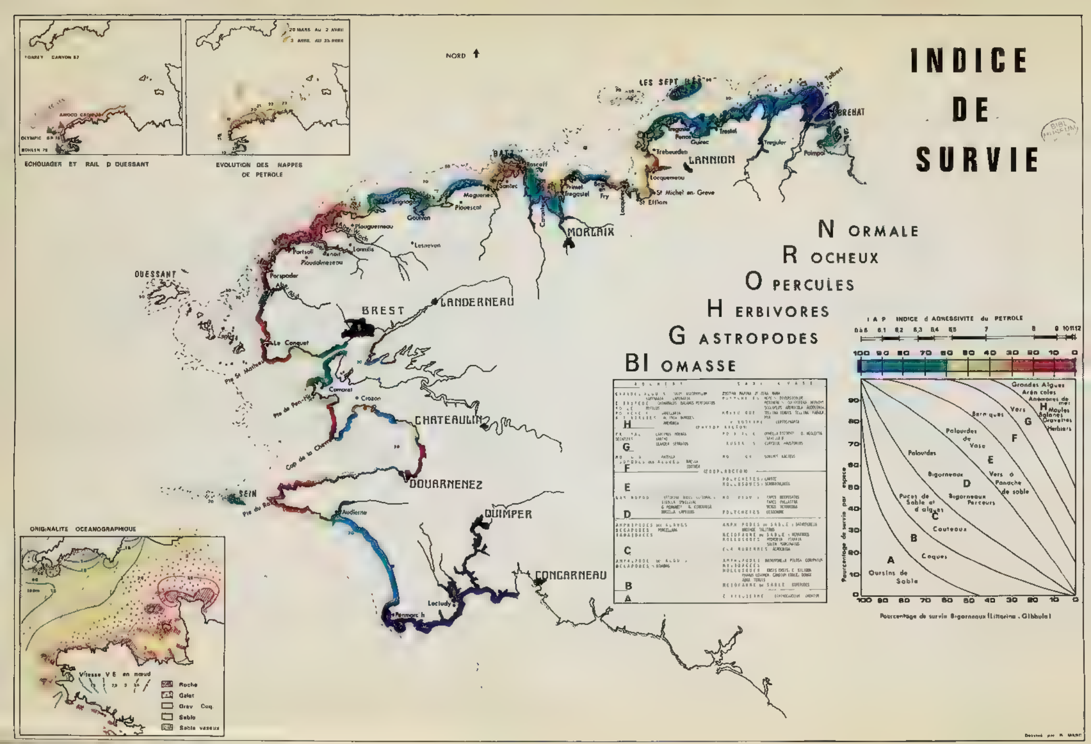
GUNDLACH, E.R. & HAYES, M.O. - Vulnerability of coastal environments to oil spill impacts. *Mar. Tech. Soc. Jour.*, 23 p. (in press).

LEWIS, J.R., 1964 - The ecology of rocky shores. *The English Universities Press LTD - London.*

SOUTHWARD, A.S., & SOUTHWARD, E.C., 1978 - Recolonization of rocky shores in Cornwall after use of toxic dispersants to clean up the "Torrey-Canyon" spill. *J. Fish. Res. Bd. Canada.*, 35, 682-706.

VANDERMEULEN, J.H., 1977 - The self-cleaning processes and the biological recovery. The Chedabucto Bay Spill - "Arrow", 1970. *Oceanus*, 20, 4, 31-39.

Collòque "AMOCO CADIZ" - Premières observations des conséquences à court terme de la pollution par hydrocarbures sur l'environnement marin. *Public. C.N.E.X.O.*, n°6 , 1978.



INDICE
DE
SURVIE
NORD
LES SEPT ILES
BREHAT
Tregastel
Perros
Guirec
Trestel
Treguier
Paimpol
Trebeurden
LANNION
BATZ
Roscoff
Locquemeau
St Michel en Greve
St Efflam
Santec
Moguenec
Plouescat
Brignogan
Goulven
Primel
Carantec
MORLAIX
Plouguerneau
Lannilis
Lesneven
Portsall
Ploudalmezeau
Porspoder
OUESSANT
BREST
LANDERNEAU
Le Conquet
Pte St Mathieu
Camaret
Crozon
Pte de Pen-Hir
Cap de la Chevre
CHATEAULIN
DOUARNENEZ
SEIN
Pte du Raz
Audierne
QUIMPER
CONCARNEAU
Loctudy
Penmarc'h
ECHOUAGES ET RAIL D OUESSANT
AMOCO CADIZ
OLYMPIC BR 76
BOHLEN 76
TORREY CANYON 67
EVOLUTION DES NAPPES DE PETROLE
20 MARS AU 2 AVRIL
3 AVRIL AU 25 AVRIL
ORIGINALITE OCEANOGRAPHIQUE
Vitesse V E en noeud
Roche
Galet
Grav Coq.
Sable
Sable vaseux
N ORMALE
R OCHEUX
O PERCULES
H ERBIVORES
G ASTROPODES
BI OMASSE
I A P INDICE d AGRESSIVITE du PETROLE
100 90 80 70 60 50 40 30 20 10 0
Grandes Algues
Arén coles
Anémones de mer
Moules
Balanes
Crevettes
Herbiers
Vers
Bern ques
Palourdes de Vase
Palourdes
Bigorneaux
Vers à Panache de sable
Bigorneaux Perceurs
Puces de Sable et d algues
Couteaux
Coques
Oursins de Sable
A
B
C
D
E
F
G
H
Pourcentage de survie par espece
Pourcentage de survie Bigorneaux (Littorina, Gibbula)
Dessiné par R. MARC

	ROCHERS	SABLE & VASE
H	GRANDES ALGUES : FUCUS, ASCOPHYLLUM LAMINARIA LAMINARIA CIRRIPEDES : CHTHAMALUS, BALANUS PERFORATUS MOULES, MYTILUS POLYCHETES : SABELLARIA ACTINIAIRES : ACTINIA BUNODES, ANEMONIA	ZOSTERA MARINA, ZOSTERA NANA POLYCHETES : NEREIS DIVERSICOLOR PERINEREIS CULTRIFERA, NEPHTYS SCOLOPLOS, ARENICOLA, AUDOUINIA, MOLLUSQUES : TELLINA TENUIS, TELLINA FABULA, MYA ECHINODERMES : LEPTOSYNAPTA
	(PHYTOPLANCTON)	
G	CRUSTACES DECAPODES : CARCINUS MOENAS XANTHO LEANDER SERRATUS	POLYCHETES OPHELIA BICORNIS, O. NEGLECTA. TRAVISIA F. CRUSTACES EURYDICE, HAUSTORIUS
F	MOLLUSQUES : PATELLA ISOPODES DES ALGUES : NAESIA IDOTHEA	MOLLUSQUES : LORIPES LACTEUS
	(ZOOPLANCTON)	
E		POLYCHETES : LANICE MOLLUSQUES : SCROBICULARIA
D	GASTROPODES LITTORINA RUDIS, LITTORALIS GIBBULA OMBILICALIS, G. PENNANTI, G. CINERARIA NUCELLA LAPILLUS	MOLLUSQUES TAPES DECUSSATUS TAPES PULLASTRA VENUS VERRUCOSA POLYCHETES : LEIOCHONE
C	AMPHIPODES DES ALGUES DECAPODES PORCELLANA TANAIDACES	AMPHIPODES DU SABLE : BATHYPOREIA UROTHOE TALITRUS MEIOFAUNE DU SABLE : NEMATODES MOLLUSQUES : HYDROBIA, LUTRARIA SOLEN MARGINATUS ECHINODERMES : ACROCNIDA
B	AMPHIPODES DES ALGUES DÉCAPODES : ATHANAS	AMPHIPODES : BATHYPOREIA PILOSA, COROPHIUM MYSIDACEES MOLLUSQUES : ENSIS ENSIS, E. SILIQUA PHARUS LEGUMEN, CARDIUM EDULE, DONAX ABRA TENUIS MEIOFAUNE DU SABLE : COPEPODES
A		ECHINODERMES : ECHINOCARDIUM CORDATUM

Dans les mêmes localités et les mêmes biotopes, la survie animale et végétale est très différente selon les espèces. Elles sont classées ici selon leur taux de survie, des plus vulnérables (A) aux plus résistantes (H). La survie des Gastropodes herbivores operculés (D) est de valeur moyenne, d'où son intérêt.

Hors pollution, la biomasse moyenne en poids brut des bigorneaux est de 200 g/m² dans les zones abritées, de 100 g/m² dans les zones exposées. En cas de pollution, elle diminue jusqu'à n'être plus que de quelques grammes, dans les zones les plus agressées par le pétrole.

L'agressivité d'un pétrole donné augmente d'une part avec son abondance, la durée et la fréquence des contacts, et d'autre part avec la faible durée de flottation depuis l'épave.

En couleur bleu sur la carte, les zones à mortalité nulle, puis faible. En couleur rouge puis pourpre, les zones à mortalité maximale. Les couleurs intermédiaires du spectre, indiquent des taux intermédiaires.

La valeur locale du pourcentage de survie, exprimée en biomasse, des Gastéropodes herbivores operculés des rochers (Bigorneaux), sert d'indice pour repérer la survie relative locale de toutes les autres espèces : c'est l'indice de survie BIGHORN.

Extrait de *Penn ar Bed*. Bulletin trimestriel de la Société pour l'Etude et la Protection de la Nature en Bretagne. N° 93 Vol. 11, pages 311 à 338 Juin 1978.



SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE

"H A L I O T I S"

55, rue de Buffon - 75005 PARIS
Tél. 331-38-95

SOMMAIRE DES ANCIENS VOLUMES D' "HALIOTIS" :

1